Die Pubertätsdrü... und ihre Wirkungen

Alexander Lipschütz


Ex-libris
Charles Atwood
Kofoid





DIE PUBERTÄTSDRÜSE
UND IHRE WIRKUNGEN

FÜR BIOLOGEN UND ÄRZTE

VON

DR. MED. **ALEXANDER LIPSCHÜTZ**

PRIVATDOZENT DER PHYSIOLOGIE
AN DER UNIVERSITÄT BERN

MIT 140 FIGUREN IM TEXT UND
EINER BUNTEN TAFEL

1 9 1 9

ERNST BIRCHER VERLAG IN BERN

Vorwort.

Wenn ich mir erlaube, dieses Buch der Oeffentlichkeit zu übergeben, so lasse ich mich dabei von zweierlei Erwägungen leiten. Es sind zunächst Erwägungen wissenschaftlicher Natur. Die Entdeckung von Steinach, dass man einen kastrierten männlichen Säugetierorganismus durch Implantation von Ovarien in körperlicher und psycho-sexueller Beziehung „feminieren", einen weiblichen Organismus durch Implantation von Testikeln „maskulieren" kann, dass somit die Geschlechtsdrüsen den Organismus durch fördernde und hemmende Wirkungen in der für jedes Geschlecht spezifischen Weise gestalten, dass sie „geschlechtsspezifisch" wirken, wie ich mich ausgedrückt habe, — diese Entdeckung ist von grundlegender Bedeutung für die Lehre von der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Von der neu gewonnenen Erkenntnis ausgehend, müssen wir sehr vieles in der Lehre von den Geschlechtsmerkmalen revidieren; althergebrachte Anschauungen, die mit den neuen Erkenntnissen in Widerspruch stehen, müssen verlassen und durch neue ersetzt werden. Und ich glaube, dass es mir gelungen ist, zu zeigen, dass gerade die neuen Erkenntnisse, die wir den Arbeiten von Steinach verdanken, es gestatten, Widersprüche zu überwinden, die bisher in der Lehre von den Geschlechtsmerkmalen vorhanden waren. Es könnte vielleicht scheinen, dass der Zeitpunkt noch nicht gekommen sei, diese Revision vorzunehmen. Ein solcher Einwand wäre nicht berechtigt; denn die Befunde von Steinach sind in den sieben Jahren, die seit seiner ersten Publikation über die Feminierung von Ratten und Meerschweinchen vergangen sind, durch eine ganze Reihe von Autoren bestätigt und erweitert worden, so durch

Brandes, Athias, Goodale, Lipschütz, Pézard, Lichtenstern und Sand; ältere Befunde von Foges und von Bucura müssen in demselben Sinne gedeutet werden.

Die Neuorientierung nun, die ich in der Lehre von der ontogenetischen Entwicklung der Geschlechtsmerkmale versuche, ist zentriert um die Hypothese von der „asexuellen Embryonalform", um die Hypothese, dass ein asexuelles Soma erst durch die zur Differenzierung gelangte Geschlechtsdrüse in männlicher oder weiblicher Richtung gestaltet wird. Diese Hypothese bildet den Kern meiner Auffassung, von der man, wie ich glaube, zu einem Verständnis der ganzen Mannigfaltigkeit der Erscheinungen des Geschlechtsdimorphismus bei den Wirbeltieren, in seinen normalen und pathologischen Aeusserungen, gelangen kann. Mit meiner Hypothese knüpfe ich an namentlich an Tandler und Groß, die auf Grund ihrer eigenen Untersuchungen und auf Grund einer kritischen Verarbeitung des vorliegenden Materials gezeigt haben, dass die Kastration beim Menschen und beim Säugetier die Entstehung einer für beide Geschlechter gemeinsamen Form, einer „asexuellen Jugendform", wie Tandler und Groß sich ausdrücken, hervorruft. Ich fasse jedoch die Beziehungen zwischen der Geschlechtsdrüse und den übrigen Geschlechtsmerkmalen in vielem anders auf als Tandler und Groß. Auch Steinach und Biedl haben Hinweise in der Richtung geliefert, die ich mit meiner Hypothese eingeschlagen habe. Ich darf nach alledem nicht das Verdienst für mich in Anspruch nehmen, der erste gewesen zu sein, dem diese Hypothese eingefallen ist. Logisch und historisch knüpfe ich mit meiner Hypothese an Tandler und Groß, Steinach und Biedl an.

Bei einem Versuch, die Hypothese der asexuellen Embryonalform auf die Kastrationsbefunde, auf die Ergebnisse der Feminierungs- und Maskulierungsversuche, auf die Ergebnisse der experimentellen Zwitterbildung und schliesslich auf den beim Menschen und im Tierreich vorkommenden Hermaphroditismus anzuwenden, habe ich mich bald überzeugen müssen, dass die qualitative Verschiedenheit des inneren Sekrets der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse allein für sich noch nicht ausreichend ist, um die

ganze Mannigfaltigkeit der hier vorliegenden Erscheinungen zu erklären. Auch wenn man gleichzeitig die zuerst von Bouin und Ancel erwiesene Abhängigkeit der Ausbildung der Geschlechtsmerkmale von der Quantität der innersekretorisch wirksamen Zellen gelten lässt, gelangt man noch nicht zu einem vollen Verständnis dieser Erscheinungen. Ich habe nun durch eine kritische Betrachtung des vorliegenden Tatsachenmaterials, namentlich der Feminierungsversuche von Steinach und meines eigenen Befundes über das Verhalten der Clitoris bei der experimentellen Maskulierung, zu zeigen versucht, dass die ganze Mannigfaltigkeit der Erscheinungen, die sich uns hier darbietet, sich erklären lässt, wenn man berücksichtigt, dass die Reaktion des Somas auf eine bestimmte Menge von innerem Sekret aus der Geschlechtsdrüse auch noch bestimmt wird durch die Wachstumsintensität der einzelnen Organe und Organanlagen. Die Wachstumsintensität der einzelnen Teile in einem gegebenen Zeitpunkt ist verschieden; aber auch die Wachstumsintensität ein und desselben Organs ist verschieden, je nach dem Alter des Organismus und je nachdem, welch einer Qualität und Quantität von innerem Sekret aus den Geschlechtsdrüsen die Teile während der embryonalen oder postembryonalen Entwicklung schon unterlegen haben. Die Abänderung, die ein Organ unter dem Einfluss der andersgeschlechtlichen Drüse erfährt, wäre somit aufzufassen nicht nur als eine Funktion der Menge des wirksamen Sekrets, sondern auch als eine Funktion der Wachstumsintensität dieses Organs, die ihrerseits wieder eine Funktion der Zeit ist, und damit auch eine Funktion der Qualität und Quantität der bisher wirksam gewesenen inneren Sekrete aus den Geschlechtsdrüsen. Namentlich im Kapitel über den Hermaphroditismus habe ich diesen Gesichtspunkt anzuwenden versucht, ebenso in meinen allgemeinen Betrachtungen über die Formbildung.

Indem ich versucht habe, mit Hilfe einer Hypothese eine Neuorientierung in der Lehre von den Geschlechtsmerkmalen vorzunehmen, war ich mir dessen wohl bewusst, dass es in der Wissenschaft nicht darauf ankommt, jeder neuen Tatsachenkenntnis mit einer neuen Theorie gerecht zu werden. Es kommt vielmehr darauf

an, die neuen Fragestellungen genau zu präzisieren, die sich aus den neu gefundenen Tatsachen ergeben. Eine solche Präzisierung der neu auftauchenden Fragen soll meine Hypothese sein. In diesem Sinne ist die Lehre von der Pubertätsdrüse für mich ein Forschungsprogramm und ich habe mich darum bemüht, an den betreffenden Stellen meines Buches darauf hinzuweisen, wo und wie noch weitere Experimente einzugreifen haben. Auch damit, dass ich den Ausdruck „Pubertätsdrüse", den Steinach für die Bezeichnung des innersekretorischen Anteils der Geschlechtsdrüsen eingeführt hat, an die Spitze meiner Arbeit gesetzt habe, habe ich das programmatische Moment betonen wollen.

Zu der Absicht, die Hypothese von der asexuellen Embryonalform eingehender zu begründen, als es mir bisher möglich war, kamen bei der Abfassung dieses Buches Erwägungen didaktischer Natur hinzu. Ich war bestrebt, die Lehre von der ontogenetischen Entwicklung der Geschlechtsmerkmale in der systematischen Form eines Lehrbuches zu bringen. Die Probleme der Entstehung der Geschlechtsmerkmale sind von grösster Bedeutung für die Biologie und für die Medizin; jeder Biologe und jeder Arzt muss diesen Problemen seine Aufmerksamkeit schenken. In der Darstellung bin ich aber subjektiv gewesen, d. h. ich habe stets meine Meinung in aller Schärfe zum Ausdruck gebracht und ich habe die Orientierung an Hand meiner Hypothese vorzunehmen versucht. Jedes Lehrbuch muss subjektiv sein, wenn man es nicht zu einem erweiterten Zettelkatalog herabwürdigen will. Das Lehrbuch soll subjektiv sein, wie es ein Dom ist, in welchem die einzelnen Teile, von verschiedenen Meistern stammend, zu einer Gesamtwirkung vereinigt sind, die dem subjektiven Streben eines Einzelnen entspricht. Subjektiv war ich aber auch in der Wahl des Materials, das ich für den Bau verwendet habe. In meinen Auseinandersetzungen nimmt die kritische Verarbeitung der Befunde von Steinach, Goodale, Pézard, Sand, Tandler und seinen Mitarbeitern, sowie der Befunde, die ich selbst an den Versuchstieren von Steinach erhoben habe, eine besondere Stellung ein. Das war durch die wissenschaftlichen Absichten dieses Buches diktiert.

Bei der Abfassung dieses Buches bin ich von verschiedenen Seiten unterstützt worden.

Vor allen Dingen bin ich Herrn Prof. Steinach zu Dank verpflichtet für die Anregung und Förderung meiner Untersuchungen. In seinem Laboratorium in der Biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften in Wien habe ich die liebenswürdigste Aufnahme gefunden und ich habe dabei die Gelegenheit gehabt, eine Reihe von Beobachtungen an seinen Versuchstieren (Meerschweinchen) zu machen, so an männlichen und weiblichen Kastraten, an zwei feminierten und einem maskulierten Tier. Dadurch war es mir möglich, einen tieferen Einblick in das Gebiet zu gewinnen und dem Gegenstand näher zu treten, als es allein auf Grund eines Literaturstudiums möglich gewesen wäre. Dank dem Entgegenkommen von Herrn Prof. Steinach konnte ich mich auch an der Beobachtung eines homosexuellen Patienten vor und nach der Operation beteiligen, sowie bei der Operation zugegen sein. Herr Prof. Steinach hat auch die Liebenswürdigkeit gehabt, mir eine Anzahl von Abbildungen, von denen ein Teil noch nicht veröffentlicht wurde, für dieses Buch zu überlassen.

Viel Anregung habe ich im persönlichen und brieflichen Verkehr mit den Kollegen und Freunden erfahren, die auf demselben Gebiete arbeiten. Ich sage ihnen allen auch an dieser Stelle meinen Dank.

Mehreren Kollegen habe ich für die Ueberlassung von Abbildungen zu danken, so den Herren Privatdozent Aschner-Wien, Prof. Bouin-Nancy, Prof. Fleischmann-Erlangen, Prof. L. Fraenkel-Breslau, Dr. Goodale-Amherst, Mass., Privatdozent Krabbe-Kopenhagen, Prof. Marshall-Cambridge, Prof. Martin-München, Dr. Pézard-Paris, Dr. Sand-Kopenhagen, Prof. Tandler-Wien u. a. Herr Dr. Krabbe war so freundlich, mir einen neuen Fall von Pubertas praecox mit Photographien und Röntgenaufnahmen zur Veröffentlichung zu überlassen. Herrn Prof. Forel-Yvorne danke ich für die Demonstration und Erläuterung seiner Sammlung von Ameisenzwittern. Herrn Dr. Ichok-Neuchâtel danke ich für die Unterstützung beim Lesen der Korrektur.

Herrn Ernst Bircher bin ich vielen Dank dafür schuldig, dass er Mühe und Kosten nicht gescheut hat, um das Buch jetzt erscheinen zu lassen.

Das Buch hat mich mit kurzen Unterbrechungen seit fünf Jahren in Anspruch genommen. Ich habe aber auch noch die Literatur berücksichtigt, die während des Druckes erschienen ist. Manche neue Arbeit konnte allerdings bloss kurz erwähnt werden.

Zum Schluss möchte ich an die Kollegen die Bitte richten, mich durch Uebersendung von Sonderabdrücken von ihren Arbeiten in dem Bestreben zu unterstützen, das grosse Problem der Pubertätsdrüse und ihrer Wirkungen nach meinen Kräften zu fördern.

Bern, den 27. Mai 1919.

Alexander Lipschütz.

Inhalt

IX. Kapitel:

X. Kapitel:

XI. Kapitel:

XII. Kapitel:

Erklärung der Zeichen.

♂	bedeutet	*männlich.*
♀	„	*weiblich.*
♂̸	„	*männlicher Kastrat.*
♀̸	„	*weiblicher Kastrat.*
t ♂̸	„	*männlich mit Auto- oder Homoiotransplantation.*
t ♀̸	„	*weiblich mit Auto- oder Homoiotransplantation.*
f ♂̸	„	*feminiertes Männchen.*
m ♀̸	„	*maskuliertes Weibchen.*

I. Kapitel.

Der Geschlechtsdimorphismus und die „sekundären Geschlechtsmerkmale".

> „Eine Definition erklärt entweder eine Sache, wie sie ausserhalb des Denkens vorhanden ist, und dann muss sie wahr sein; eine solche ist vom Lehrsatz oder dem Axiom nur darin verschieden, dass sie bloss das Wesentliche der Dinge selbst... betrifft, während der Lehrsatz oder das Axiom sich weiter erstreckt... Oder aber sie erklärt eine Sache, wie sie von uns begriffen wird oder begriffen werden kann, und dann unterscheidet sie sich von dem Axiom und dem Lehrsatz auch darin, dass sie nichts erfordert, als dass die Sache schlechthin begriffen wird, nicht aber wie das Axiom in Rücksicht auf die Wahrheit." [1])
>
> *Spinoza.*

Indem man von einem Geschlechtsdimorphismus spricht, bringt man zum Ausdruck, dass ein Dimorphismus der morphologischen und physiologischen Merkmale bei den Geschlechtern vorhanden ist, der neben dem Dimorphismus der Fortpflanzungszellen besteht. Die Geschlechtsmerkmale werden somit in zwei Gruppen aufgeteilt: erstens in die Fortpflanzungszellen oder die primären Geschlechtsmerkmale, zweitens in die sogenannten sekundären Geschlechtsmerkmale. Der Begriff der sekundären Geschlechtsmerkmale wird jedoch von den Autoren nicht in eindeutiger Weise benutzt. Manche Autoren verstehen unter sekundären Geschlechtsmerkmalen nur jene morphologischen und physiologischen Merkmale, die, neben den Fortpflanzungszellen als dem primären Geschlechtsmerkmal, in irgend einer Beziehung zur sexuellen Funktion stehen, während die übrigen Geschlechtsunterschiede von ihnen als tertiäre aufgefasst werden. Andere wieder bezeichnen sämtliche morphologischen und physiologischen Merkmale, durch welche die beiden Geschlechter unterschieden werden, als sekundäre Geschlechts-

[1]) Spinoza's Briefwechsel. Leipzig, Reclam S. 38.

merkmale. Der Streit um das Bereich der Merkmale, die von dem Begriff der „sekundären Geschlechtsmerkmale“ umfasst werden sollen, hat in der wissenschaftlichen Literatur eine ziemliche Ausdehnung angenommen. Dieser Widerstreit der Meinungen in der Frage, was man als ein sekundäres Geschlechtsmerkmal aufzufassen hat, ist ein Zeichen dafür, dass das Tatsachenmaterial, das in diesen Begriff gezwängt werden soll, noch ungenügend geklärt ist. Geht man diesem Widerstreit der Meinungen auf den Grund, so wird man finden, dass die Gruppierug der Geschlechtsunterschiede in primäre, sekundäre und tertiäre Merkmale ein Werturteil enthält: wir urteilen gewissermassen darüber ab, was für die Ausübung der geschlechtlichen Funktion und für die Fortpflanzung „wichtig“ und was „minder wichtig“ ist. Da wir jedoch die nötigen Unterlagen für ein solches Werturteil noch nicht besitzen, so ist leicht begreiflich, dass die Meinungen darüber, welches Geschlechtsmerkmal als primär, sekundär oder tertiär zu betrachten sei, sehr auseinandergehen müssen.

Der Gruppierung der Geschlechtsmerkmale in primäre und sekundäre wird aber auch noch ein anderer Gesichtspunkt zugrundegelegt. Indem man die sekundären Geschlechtsmerkmale von den primären abgrenzt, will man zum Ausdruck bringen, dass eine ontogenetische Abhängigkeit der ersteren von den letzteren besteht. Man sagt mit dieser Gruppierung aus, dass die Gestaltung oder die Ausbildung der morphologischen und physiologischen Geschlechtsmerkmale, zu denen auch die psychischen Geschlechtsmerkmale zu zählen sind, von den Geschlechtsdrüsen abhängig ist. Mit einer solchen Gruppierung definiert man die Geschlechtsmerkmale nicht mehr oder weniger willkürlich zum Zwecke gegenseitiger Verständigung, sondern man will die Geschlechtsmerkmale definieren, indem man sie zu erklären sucht. Indem man die Geschlechtsunterschiede in primäre und sekundäre einteilt, stellt man ein genetisches System derselben auf. Versucht man nun aber die einzelnen Momente herauszuarbeiten, die in einer solchen genetischen Formulierung des Begriffes der sekundären Geschlechtsmerkmale enthalten sind, so überzeugt man sich, dass ihr zahlreiche Hypothesen zugrundeliegen, deren man sich nicht immer ganz bewusst

ist. Eine ganze Reihe von Fragen müssen beantwortet sein, wenn die Geschlechtsmerkmale in ein solches genetisches System gebracht werden sollen. Diese Fragen sind in den folgenden vier Punkten enthalten:

1. Lässt sich überhaupt nachweisen, dass gewisse Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen genetisch abhängig sind, in dem Sinne, dass die individualgeschichtliche Entwicklung dieser Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen beeinflusst wird und dass die Erhaltung dieser Geschlechtsmerkmale von dem Vorhandensein der Geschlechtsdrüsen abhängig ist?
2. Bezieht sich diese gestaltende und erhaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf alle das Geschlecht kennzeichnenden Merkmale, oder sind nicht alle Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen abhängig? In dem letzteren Falle wäre nur ein Teil der Geschlechtsmerkmale als „sekundär" gegenüber den Geschlechtsdrüsen, im genetischen Sinne des Wortes, zu werten.
3. Wenn es sich erweist, dass nur ein Teil der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen genetisch abhängig ist, so müssen wir uns fragen, ob die gestaltende und erhaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen sich vielleicht nur auf diejenigen Merkmale bezieht, die für den Ablauf der sexuellen Funktion von Bedeutung sind, oder ob auch andere Geschlechtsmerkmale, die in einer entfernteren oder in gar keiner Beziehung zur sexuellen Funktion stehen, von den Geschlechtsdrüsen genetisch abhängig sein können?
4. In welchem Ausmass ist eine solche genetische Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen vorhanden, d. h. ist eine Entwicklung derjenigen Merkmale, deren geschlecht-

liche Differenzierung von den Geschlechtsdrüsen abhängig ist, auch ohne Beeinflussung durch die Geschlechtsdrüsen, wenn auch in unvollkommener Weise, möglich?

Wir werden in den folgenden Abschnitten dieses Buches alle diese Fragen auf Grund der vorliegenden Tatsachen zu beantworten baben und erst damit werden wir die tatsächlichen Grundlagen für eine genetische Gruppierung der Geschlechtsmerkmale gewinnen. Solange diese Fragen nicht beantwortet sind, hat es gar keinen Sinn, darüber zu diskutieren, ob und wie „sekundäre" Geschlechtsmerkmale von „primären" abzugrenzen sind.

Wird es somit erst unsere Aufgabe sein, eine den Tatsachen gerecht werdende genetische Gruppierung der Geschlechtsmerkmale vorzunehmen, so müssen wir doch schon jetzt den Begriff des Geschlechtsmerkmals schlechtweg streng umschreiben, um jeglichem Missverständnis von vornherein aus dem Wege zu gehen. Wir verstehen im Folgenden unter Geschlechsmerkmalen sämtliche morphologischen, physiologischen und psychischen Momente, durch welche die Individuen des einen Geschlechts einer Art von denjenigen des anderen Geschlechts derselben Art unterschieden sind. Ob diese unterscheidenden Momente in irgend einer Beziehung zur sexuellen Funktion stehen, lassen wir zunächst ausser Betracht. Allein der Umstand, dass bestimmte Momente bei beiden Geschlechtern verschieden sind, macht sie für uns zu Geschlechtsmerkmalen. Fortpflanzungszellen sind uns in gleicher Weise Geschlechtsmerkmale wie Penis, Clitoris, Uterus und Prostata, wie Körperbehaarung, Körpergrösse und Körperproportionen, wie Stimme, Temperament und Geschlechtstrieb. Die genetische Gruppierung der Geschlechtsmerkmale dagegen ist das Problem, dem wir nachgehen. Die Lehre von der Pubertätsdrüse und ihren Wirkungen ist in letzter Linie nichts anderes als die Antwort auf dieses Problem.

II. Kapitel.

Die Folgen der Kastration.

„Diese wunderbare physiologische Tatsache wirft Licht und Schatten in so viele physiologische Fragen hinein, dass an der Hand dieses Leitfaktums unsere Vorstellungen über viele Dinge erweitert oder umgearbeitet werden müssen. Es gilt nur für frech, aus einer Tatsache, sie sei noch so richtig, sofort die vollen Konsequenzen zu ziehen. In solchen Fällen ist es besonders wichtig, die einfachen grundlegenden Fakta vorerst über allen Zweifel erhaben festzustellen. . ."

F. Miescher.

Es soll nicht unsere Aufgabe sein, hier eine vollständige Darstellung der Folgen der Kastration zu geben. Wir wollen diese hier nur soweit beschreiben, als es dessen zur Beantwortung der Fragen bedarf, die wir uns oben gestellt haben. Wir werden uns dabei nach Möglichkeit auf Untersuchungen stützen, die aus der jüngsten Zeit stammen. Nur diese Untersuchungen geben uns die Gewähr, dass die Beobachtungen kritisch gesichtet und nicht durch vorgefasste und überlebte Meinungen getrübt sind.

Wir werden über die Folgen der Kastration beim Menschen, bei den Säugetieren, bei den Vögeln, beim Frosch, bei Gliederfüsslern und schliesslich bei Würmern zu berichten haben.

A. Die Folgen der Kastration beim Menschen.[1])

Die Kastration wurde sicher schon in den ältesten Zeiten beim Menschen geübt, und es darf wohl als wahrscheinlich gelten, dass die Kastration des Stieres, die überall dort vorhanden ist, wo der Ackerbau Verbreitung gefunden hat, der Sitte der Kastration des

[1]) Vgl. hier: Biedl, Innere Sekretion, 2. Auflage 1913. Namentlich S. 258 bis 279. — Hofstätter, Unser Wissen über die sekundären Geschlechtsmerkmale. Zentralbl. f. d. Grenzgebiete d. Med. und. Chir. B. XVI, S. 246—267. — Kammerer, Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschritte der naturwissenschaftl. Forschung. B. V, S. 62—91. — Besonders eingehende Angaben über die Folgen der Kastration haben in den letzten Jahren Tandler und Groß gemacht. Vgl. namentlich die zusammenfassende Darstellung derselben:

Menschen zeitlich nachgefolgt ist.[1]) Unsere Erkenntnisse über die Folgen der Kastration beim Menschen stützen sich jedoch ausschliesslich auf Beobachtungen, die erst in den letzten Jahrzehnten gesammelt wurden. Die Mehrzahl der Beobachtungen ist an Menschen gemacht worden, bei denen die Kastration aus religiösen Gründen vorgenommen wurde. Jedoch wird die Kastration nicht allzuselten auch aus therapeutischen Gründen ausgeführt, z. B. bei Hodentuberkulose beim Mann, bei Osteomalazie und verschiedenen Erkrankungen der Beckenorgane bei der Frau. Zuweilen kommt es zu einem Verlust der Hoden infolge von Verletzungen, wie zuletzt mehrfach im Kriege, oder infolge von verbrecherischen Anschlägen. Schliesslich fällt unter den Begriff der Kastration auch die Altersatrophie der Keimdrüsen bei beiden Geschlechtern. Als problematisch müssen einstweilen, wie eine kritische Analyse von Tandler und Groß ergeben hat, alle berichteten Fälle eines angeborenen Mangels der Hoden und der Ovarien betrachtet werden. Wohl aber wird relativ häufig eine Unterentwicklung der Hoden und Ovarien beobachtet, worauf wir später zu sprechen kommen werden.

1. Beschreibendes.

Die Veränderungen, die die Kastration in morphologischer und physiologischer Beziehung zur Folge hat, sind verschieden je nach dem Alter, in welchem die Kastration vorgenommen wurde.

Der männliche Frühkastrat[2]), d. h. der Mann, der im

Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913. S. 41—61. — Magnus Hirschfeld, Ueber Geschlechtsdrüsenausfall. Neurologisches Zentralblatt, 1916, Nr. 8 und 9. — M. Hirschfeld, Sexualpathologie. I. Teil. Bonn 1917. Vgl. Kap. I. — Lichtenstern, Mit Erfolg ausgeführte Hodentransplantation am Menschen. Münchener medizin. Wochenschrift, 1916. Nr. 19, S. 673—675.

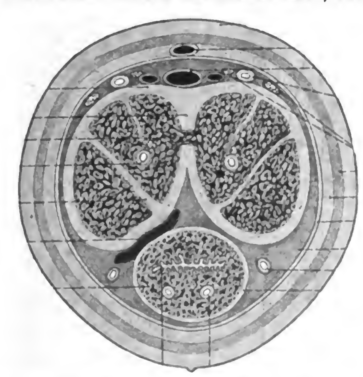
[1]) Vgl. Ed. Hahn, Die Entstehung der Pflugkultur. Heidelberg 1909. S. 105 u. ff.

[2]) Vgl. hier namentlich Tandler und Groß, Ueber den Einfluss der Kastration auf den Organismus. I. Beschreibung eines Eunuchenskelets. Arch. f. Entw.-Mech., B. 27, 1909, und II. Die Skopzen. Ebda., B. 30, 1910. II. Teil. Ferner die oben erwähnten Arbeiten von Hirschfeld.

ersten Jahrzehnt seines Lebens der Geschlechtsdrüsen beraubt wurde, wie er unter der russischen Sekte der Skopzen zu beobachten ist, weist im späteren Alter eine mangelhafte Ausbildung des Begattungsapparates auf. Penis, Samenblasen und Prostata sind in ihrer Entwicklung zurückgeblieben. Der Penis ist abnorm klein (Abb. 1). Tandler und Groß haben die interessante Tatsache festgestellt, dass dabei das Corpus cavernosum urethrae eine dem Alter entsprechende Entwicklung aufweist und dass nur die Corpora cavernosa penis in ihrer Entwicklung stehenbleiben oder sogar eine Rückbildung erfahren (vgl. Abb. 1 und 2). Während die venösen Hohlräume der Corp. cav. penis so weit reduziert sind, dass man nur stellenweise Lumina nachweisen kann, und das fibröse Gewebe sehr



Abb. 1.
Querschnitt durch den Penisstumpf eines 28jährigen Eunuchen. 3 Mal vergrössert. — U = Urethrallumen. c. c. p. = Corpus cavernosum penis. Das Corp. cav. urethrae ist annähernd normal entwickelt; die Corp. cav. penis sind stark reduziert. Nach Tandler und Groß.


Abb. 2.
Querschnitt durch die Mitte des Penis eines Erwachsenen. 3 Mal vergrössert. Nach Eberth, aus Nagel's Handbuch der Physiologie des Menschen, B. II. — Oben die Corpora cavernosa penis, unten das Corpus cav. urethrae.

stark vermehrt ist, besitzt das Corpus cav. urethrae im allgemeinen normale Verhältnisse. Höchstens ist eine gewisse Zunahme des fibrösen

Bindegewebes vorhanden [1]). Auch Prostata und Samenblasen sind abnorm klein. Histologisch ist die Prostata durch die Armut an Drüsengewebe ausgezeichnet. Das Vas deferens ist relativ dünn und sehr faltenarm.

Die Behaarung des Körpers weist verschiedene ganz charakteristische Anomalien auf. Die Entwicklung des Barthaares bleibt



⚦ Abb. 3.
28jähriger Skopze, der im Alter von 16 Jahren kastriert wurde. Das Haupthaar ist dicht, das Gesicht bartlos. Fettwülste in den lateralen Teilen der oberen Augenlider. Der Hals ist kurz. Eine Prominentia laryngea war nicht vorhanden. Nach Tandler und Groß.



Abb. 4.
Mittel-Europäer mit starker Behaarung des Körpers. Nach Martin. Man vergleiche die Behaarung der Regio pubis beim Normalen und beim Kastraten (Abb.5). ♂

aus (Abb. 3). Im Gesicht ist nur Lanugohaar vorhanden. Im höheren Alter soll es jedoch zu einer Bartentwicklung ähnlich wie bei alten

[1]) Tandler und Groß, l. c. I. Vgl. S. 43.



Abb. 5.
24jähriger Skopze, der im Alter von 5 Jahren kastriert würde. Körperhöhe 184 cm. Ziemlich fettarm und hager. Mangelhafte Behaarung des Gesichts, keine Prominentia laryngea. Der auffallend kurze Stamm ist völlig haarlos. Die reichlicher entwickelten Schamhaare konkav nach oben abgegrenzt. Nach Tandler und Groß.

Frauen kommen.[1]) Auch die Behaarung des übrigen Körpers ist mangelhaft entwickelt. Eine in diagnostischer Beziehung wichtige Anomalie ist die Behaarung der Regio pubis. Beim normalen Mann (Abb. 4) ist die Behaarung des Schamberges nach oben konvex abgegrenzt, und bei haarreichen Personen kann sie in Form eines Dreiecks spitz nach oben bis zum Nabel auslaufen. Dagegen ist sie beim Kastraten, ähnlich wie bei der normalen Frau, horizontal oder sogar leicht konkav nach oben abgegrenzt (Abb. 5 und 6). Der ganze Rumpf, die Achselhöhlen, die Extremitäten sind vollständig haarlos.

Die Haut ist blass, gedunsen und faltig.

Der Frühkastrat weist ein stärkeres Fettpolster auf als der normale Mann, wobei die Lokalisation des Fettes beim Kastraten nach Tandler, Groß und Hirschfeld wiederum ganz charakteristisch ist. Es findet eine Fettablagerung statt an den Hinterbacken, in der Gegend der Brustdrüsen, an den Trochanteren, in der Bauchgegend, namentlich am Mons veneris und an der lateralen Seite der oberen Augenlieder (vgl.

[1]) Vgl. S. 13 dieses Buches.

Abb. 3). Hirschfeld spricht von dem „charakteristischen glatten und fetten Kastratengesicht".[1])

Das Knochensystem des Kastraten weist ebenfalls charakteristische Veränderungen auf. Die Wucherungszone in den Epiphysen der Extremitäten bleibt über die normale Zeit hinaus erhalten. Tandler und Groß konnten durch die röntgenologische Untersuchung die Persistenz der Epiphysenfuge im proximalen Humerusende bei einem 35 Jahre alten Skopzen nachweisen, der angeblich als 8jähriger Knabe kastriert wurde. Ebenso bei einem 20jährigen Skopzen. Indem die Epiphysenfugen länger offen bleiben und das Wachstum der langen Knochen länger anhält als beim normalen Menschen, erreicht der Kastrat eine grössere Körperlänge als der Normale. Da die grössere Gesamtlänge des Kastraten jedoch allein auf dem Wachstum der Extremitäten-Knochen beruht, so ist ein Missverhältnis zwischen Rumpflänge und Extremitätenlänge vorhanden: der Unterkörper ist länger, als dem Oberkörper entsprechen sollte. Bei 10 Skopzen, deren mittlere Körperlänge 178 cm betrug, fand Pittard eine Beinlänge von 101,9 cm. Die entsprechende Beinlänge bei Franzosen gleicher Körperlänge beträgt 91,8 cm[2]).

Das Becken behält beim Kastraten die kindlichen Formen bei.

---

[1]) Hirschfeld, Sexualpathologie. Bonn 1917. Vgl. S. 14 u. 18. — Maxim Gorki beschreibt in seinen Lebenserinnerungen („Unter fremden Menschen", übersetzt von Scholz) den Skopzen mit folgenden Worten: «Da kam in Ssarapul (an der Wolga) ein merkwürdiger Fahrgast an Bord: ein dicker Mensch mit welkem, weibischem, bartlosem Gesicht, den der lange, warme schlafrockähnliche Kaftan und die Fuchspelzmütze mit Ohrlappen einem Weibe noch ähnlicher machten ... Bevor Jakow (der Heizer auf dem Schiff) wieder zur Schicht antrat, fragte ich, was für ein Mensch das wäre. „Das sieht man doch gleich, mein Lieber", antwortete er lächelnd — „ein Skopze ist es. Von weither, aus Sibirien! Ein fleissiger Mensch, lebt nach 'nem Plane... Ich hab' mich als Knecht bei ihm vermietet... Komm doch mit mir, hm? Er nimmt dich gleichfalls, wenn ich ihm nur ein Wort sage ... Sie werden dir abschneiden, was du nicht brauchst, und dir Geld geben. Für sie ist's ein frohes Fest, wenn sie einen Menschen verstümmeln können, sie belohnen ihn reichlich ..." Der Skopze stand mit einem weissen Bündel unter der Achsel am Schiffsbord und hielt plump und aufgeschwemmt, wie ein Ertrunkener, den starren Blick auf Jakow gerichtet ...»

[2]) Zit. nach Martin, Lehrbuch der Anthropologie. Jena 1914. S. 334.



Abb. 6.
Europäerin. Nach Martin. Man vergleiche die Behaarung der Regio pubis bei der Frau und beim kastrierten Mann (Abb. 5).

Der Kehlkopf des Frühkastraten gleicht in der Form einem etwas vergrösserten kindlichen Kehlkopf. Die Stimme des Frühkastraten erinnert an diejenige des Knaben zur Zeit des Stimmwechsels. Die Beeinflussung der Stimme durch die Kastration war bekanntlich früher Veranlassung für zahlreiche Kastrationen, die im römischen Kirchenstaat vorgenommen wurden.

Die Schilddrüse war bei allen untersuchten Skopzen auffallend klein. Bei einem in Wien verstorbenen kastrierten Neger fanden Tandler und Groß die Schilddrüse nur 13 g schwer, gegen etwa 46 g beim normalen Erwachsenen. Diese Angabe ist jedoch nicht zu verwerten, da sie eine in Alkohol konservierte Drüse betrifft, die sicherlich durch Wasserentziehung an Gewicht eingebüsst hatte. Die Hypophyse, die bei kastrierten Frauen untersucht wurde, scheint an Gewicht und Umfang zuzunehmen [1]). Im Einklang damit steht der Befund von Tandler und Groß, dass die Sella turcica der Schädelbasis beim Kastraten vergrössert ist.

[1]) Jutaka Kon, Hypophysenstudien. Zieglers Beiträge. B. 44. 1908. — Rössle, Das Verhalten der menschlichen Hypophyse nach Kastration. Virchows Arch. B. 216. 1914.

Die früher behauptete Hypertrophie der Brustdrüse beruht wahrscheinlich auf einer Ansammlung von Fett, nicht aber auf einer Hypertrophie des Drüsengewebes.

Ueber das psycho-sexuelle Verhalten des Frühkastraten lauten die Angaben dahin, dass Erektion und Beischlaf in manchen Fällen noch möglich sind. Tandler und Groß haben bei einem früh kastrierten Skopzen Erektion während der Untersuchung festgestellt. Allerdings dürften nicht alle Angaben über die erhaltene potentia coeundi bei Frühkastraten so ernst zu nehmen sein wie die Beobachtung von Tandler und Groß, umsoweniger, als es sogar für den Spätkastraten, wie wir gleich sehen werden, vollkommen sichergestellt ist, dass Erektion und Fähigkeit zum Beischlaf in der Regel nach der Kastration nicht mehr möglich sind.

Die Intelligenz scheint durch die frühe Kastration nicht beeinflusst zu werden, wenn auch eine gewisse Trägheit für den Kastraten charakteristisch ist und zuweilen psychische Verstimmungen bei Kastraten vorkommen.

Ueber die Folgen der Spätkastration liegen neue Befunde vor von Tandler und Groß, Magnus Hirschfeld und Lichtenstern an Personen im Alter von 21, 28, 29 und 46 Jahren. Bei diesen, gut beobachteten Fällen kam es infolge der Kastration zu einer starken Beeinträchtigung des Haarwuchses am Rumpf und zu einem fast vollständigen Schwund der Barthaare. In den zwei Fällen von Lichtenstern (28 und 29 Jahre alt) konnten diese Erscheinungen schon 4 Monate bezw. 3 Wochen nach der Kastration beobachtet werden. Es entwickelte sich in allen vier Fällen ein reichlicher Fettansatz in charakteristischer Lokalisierung in der Hüft- und Unterbauchgegend, an den Brüsten und im Gesicht. In den zwei Fällen von Hirschfeld, die im Alter von 21 bezw. 46 Jahren kastriert wurden und 10 bezw. 3 Jahre nach der Operation zur Beobachtung kamen, war der Kehlkopf klein, die Stimme hoch. Der Geschlechtstrieb war in den vier Fällen von Hirschfeld und Lichtenstern vollkommen erloschen. Bei dem im Alter von 46 Jahren Kastrierten waren Erektionen noch vorhanden, doch waren sie

nicht von geschlechtlicher Erregung begleitet. Dagegen gab der im Alter von 21 Jahren kastrierte Skopze an, dass er den Coitus täglich ausführe, dass die Erektionen aber kurzdauernd seien. Der Orgasmus trat bei ihm sehr schnell ein. Auch andere Autoren berichten, dass Spätkastraten den Coitus noch ausführen konnten[1]).

Ueber die Folgen der Kastration bei der Frau liegen beinahe ausschliesslich Beobachtungen über die Spätkastration vor. Die Angaben über die Folgen der Kastration bei der Frau lauten viel weniger bestimmt als beim Mann. Das liegt wohl daran, dass es sich hier in der Regel eben um eine sehr späte Kastration handelt und dass darum die Veränderungen weniger ausgesprochen sind. Es kommt zu Rückbildungserscheinungen am eigentlichen Geschlechtsapparat, zu einer Schrumpfung der Scheide, namentlich aber des Uterus. Die Menstruation bleibt aus. Manche Autoren wollen jedoch ein Fortbestehen der Menstruation nach der Kastration beobachtet haben. Es findet ein sehr beträchtlicher Fettansatz statt, der auch in einer Zunahme des Körpergewichts zum Ausdruck kommt. Allerdings wird der Fettansatz nicht immer beobachtet. Verschieden lauten die Angaben über die Gestaltung des Haarwuchses nach der Kastration. Im allgemeinen wird angenommen, dass der im Gesicht stark vermehrte Haarwuchs, der Bartwuchs, wie man ihn bei alten Frauen findet, für den weiblichen Kastraten charakteristisch sei. In diesem Zusammenhang ist aber ein Befund von Tandler und Groß an alten Skopzen von Interesse. Bei alten Skopzen fanden Tandler und Groß eine ziemlich ausgeprägte Bartentwicklung am Kinn und oberhalb der Mundwinkel. Dagegen blieben die mittlere Partie der Oberlippe, die Unterkinngegend, die Backen und obere Halsregion, die bei normalen Männern einen reichlichen Haarwuchs aufweisen, unbehaart. Die beobachtete Bartbildung entspricht nach ihrer Lokalisation und Beschaffenheit am meisten jener, welche bei alten Frauen häufig auftritt[2]). Dieser Befund gibt Veranlassung, den Bart-

---

[1]) Vgl. die Fälle, die erwähnt sind bei Busquet, La fonction sexuelle. Paris 1910, p. 250.

[2]) Tandler und Groß, l. c. II. Die Skopzen. Vgl. S. 249.

wuchs der alten Frauen im Klimakterium als eine dem gealterten weiblichen und männlichen Kastraten gemeinsame Erscheinung aufzufassen.

Auch am übrigen Körper will man eine vermehrte und veränderte Behaarung beim weiblichen Kastraten beobachtet haben. In der Umgebung der Brüste und in der Sternalgegend soll es zu einer stärkeren Behaarung kommen. Andere wollen beobachtet haben, dass der weibliche Kastrat, ebenso wie der männliche, durch einen Schwund der Körperbehaarung charakterisiert ist.

Bei der Frau ist sowohl Verkleinerung der Brüste als Anschwellen derselben nach Kastration beschrieben worden. Verschieden lauten auch die Angaben über den Geschlechtstrieb; wahrscheinlich findet eine Abnahme desselben statt.

Als Folge der späten Kastration wird bei der Frau wie beim Manne zuweilen eine gewisse psychische Verstimmung beobachtet, während die Intelligenz in der grossen Mehrheit der Fälle, wenn auch nicht immer, unbeeinflusst bleibt.

Auch Veränderungen des allgemeinen Stoffwechsels sind als Folge der Kastration in vielen Fällen bei der Frau festgestellt worden. Es kommt zu einer Herabsetzung der Oxydationen, woraus dann die Ablagerung von Fett resultiert. Die bei kastrierten Frauen beobachteten Veränderungen im Kalk- und Phosphorstoffwechsel — worüber die Angaben übrigens sehr widersprechend lauten — beruhen wahrscheinlich auf einer Beeinflussung der Vorgänge im Knochensystem durch die Kastration. Sicher vorhanden ist diese Beziehung in jenen Fällen, wo die Kastration infolge einer bestehenden Osteomalazie vorgenommen wurde. Im übrigen scheinen die Befunde der Autoren über den Einfluss der Kastration auf die einzelnen Komponenten des Stoffwechsels einstweilen noch nicht eindeutig genug zu sein, um als Grundlage für eine Präzisierung dieses Einflusses zu dienen.

Wir haben schon darauf hingewiesen, dass auch das Versagen der Geschlechtsdrüsenfunktion im Alter, d. h. in der Zeit des „Klimakteriums“, unter den Begriff der Kastration fällt. Man beob-

achtet beim Manne, im Durchschnitt wohl im sechsten Jahrzehnt des Lebens, eine Reihe von nervösen Erscheinungen ziemlich unbestimmten Charakters, die aber ganz allgemein für eine



Abb. 7.
20jähriger Eunuchoide. Kein Bartwuchs und keine Behaarung der Regio pubis. Reichliche Entwicklung des subkutanen Fettes. Extremitäten im Verhältnis zum Körper sehr lang. Becken breit. Penis nur 4 cm lang. Nach Wildbolz.

gewisse Labilität des Nervensystems zeugen. Bestimmter sind die Erscheinungen, die man im Klimakterium der Frau beobachtet: das Aufhören der Menstruation, eine Zunahme des Fettansatzes, zuweilen eine stärkere Behaarung im Gesicht oder Bartwuchs. Der

Zusammenhang dieser Erscheinungen mit einem Ausfall der Geschlechtsdrüsentätigkeit ist nur indirekt erschlossen, und eine Grundlegung der Lehre von den Wirkungen der Geschlechtsdrüsen auf den Organismus in morphologischer und physiologischer Beziehung kann sich auf diese Gruppe von Beobachtungen einstweilen nur wenig stützen.



Abb. 8.
36jähriger Eunuchoide. Kein Barthaar. Behaarung des Regio pubis wie beim Kastraten. Starke Entwicklung des subkutanen Fettes in der für den Kastraten charakteristischen Lokalisation (Mammagegend, Hüften). Extremitäten im Verhältnis zum Körper länger als beim Normalen, die Disproportion jedoch weniger ausgesprochen als in Abb. 7. Becken breit. Penis im schlaffen Zustand 2 cm lang. Nach Magnus Hirschfeld.

Wertvoller als diese Beobachtungen sind für die Erkenntnis der Zusammenhänge, die zwischen den Geschlechtsdrüsen und der Gestaltung des Organismus vermutet werden müssen, die Fälle von angeborener Unterentwicklung der Geschlechtsdrüsen, die in der jüngsten Zeit mehrfach sehr eingehend studiert und beschrieben worden sind[1]). Die Patienten mit angeborener Unterentwicklung der Geschlechtsdrüsen werden nach dem Vorgang englischer Autoren, dem sich auch Tandler und Groß

[1]) Tandler und Groß, Ueber den Einfluss der Kastration auf den Organismus. III. Die Eunuchoide. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 29, 1910. — Magnus Hirschfeld, Sexualpathologie. I. Teil. Bonn 1917. — Wildbolz, Ein Fall von kongenitaler Anorchie. Korr-Bl. f. Schweizer Aerzte, 1917, Nr. 39.

angeschlossen haben, als Eunuchoide bezeichnet, weil sie dem Eunuchentypus ähnlich sind.

Es handelt sich um Fälle, die morphologisch und physiologisch alle Zeichen der Frühkastration aufweisen, ohne dass eine Kastration vorgenommen wurde (Abb. 7, 8 und 9). Bei den männlichen Individuen ergibt die Untersuchung, dass die Hoden abnorm klein sind (Abb. 10). In manchen Fällen sind Hoden überhaupt nicht nachgewiesen worden, wie z. B. bei den von Hirschfeld und Wildbolz beschriebenen Patienten [1]). Wildbolz konnte bei seinem Patienten gelegentlich einer Operation in Narkose auch die Bauchhöhle abtasten und fand kein Gebilde, das er als Hoden hätte deuten können. Aber wir haben allen Anlass anzunehmen, dass auch in diesen Fällen ursprünglich mangelhaft oder nor-

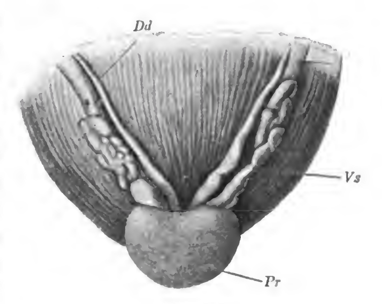


Abb. 9 A.
Prostata und Samenblasen eines 28-jährigen Eunuchoiden. *Pr* = Prostata. *Vs* = Vesicula seminalis. *Dd* = Ductus deferens. Natürliche Grösse. Man vergleiche hierzu Abb. 10. Prostata und Samenblasen sind beim Eunuchoiden kleiner, das Vas deferens ist deutlich schmäler. Nach Tandler und Groß.

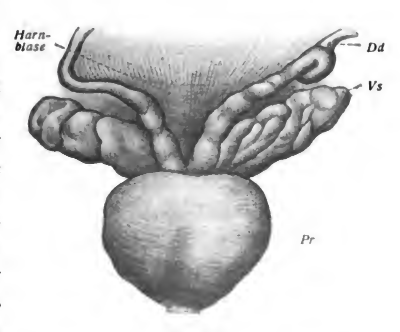


Abb. 9 B.
Prostata und Samenblasen eines normalen Mannes. Nach Toldt.

[1]) Hirschfeld, Neurolog. Zbl. 1916, Fall A. und Wildbolz, l. c.

mal entwickelte Hoden vorhanden waren, die jedoch schon frühzeitig aus unbekannten Gründen zur völligen Degeneration gelangten. Die Eunuchoiden sind, wie Tandler und Groß bemerken, keine Rarität, sondern sie stellen eine häufige Anomalie dar. Aber nicht immer sind die einzelnen Zeichen der Unterentwicklung gleich deutlich ausgesprochen. Auch lassen sich nach Tandler und Groß verschiedene Typen unter den Eunuchoiden unterscheiden, so der eunuchoide Hochwuchs mit ausgeprägter Disproportion des Skeletts und der eunuchoide Fettwuchs, bei dem die Disproportion ebenfalls vorhanden, aber weniger stark ausgesprochen ist (vgl. Abb. 7 und 8). Magnus Hirschfeld unterscheidet noch einen infantilen Typus bei Unterentwicklung der Hoden. Bei diesem Typus soll der ganze Körper auf derselben Entwicklungsstufe stehen bleiben, auf welcher der normal-sexuelle Mann sich kurz vor der Pubertät befindet. Hirschfeld[1]) erwähnt einen 27jährigen Mann, bei dem durch die körperliche Untersuchung keine Hoden nachgewiesen werden konnten und der in körperlicher Beziehung den Eindruck eines 12jährigen Knaben machte. Es ist jedoch möglich, dass in dem Fall von Hirschfeld der Hodenmangel durch eine andere Abnormität kompliziert war, z. B. durch Hypophysenmangel oder durch allgemeinen Zwergwuchs.

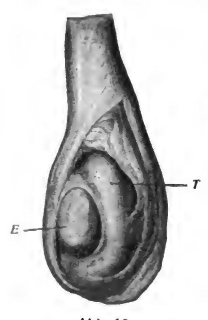


Abb. 10.
Hoden und Nebenhoden eines 28jährigen Eunuchoiden. Man sieht die relativ mächtige Entwicklung des Nebenhodens (*E*) und die weitgehende Unterentwicklung des Hodens (*T*). Nach Tandler und Groß.

Die Fälle von männlichem Eunuchoidismus sind für die Lehre von den Wirkungen der Geschlechtsdrüsen von grosser Bedeutung, weil sich hier in der Regel durch die äussere Untersuchung nachweisen lässt, dass ein Mangel oder eine Unterentwicklung der Hoden vorliegt. Anders ist das natürlich beim weiblichen Eunuchoidismus, da hier durch die klinische Untersuchung die Unterentwicklung

[1]) Hirschfeld, Sexualpathologie. I. B. Bonn 1917. Vgl. S. 11.

der Ovarien nicht so leicht einwandfrei festzustellen ist. Dem weiblichen Eunuchoidismus sind jene Fälle zuzuzählen, wo die folgenden Symptome vorhanden sind: eine Disproportion der Körperformen im Sinne des Kastratentypus, d. h. eine übermässige Länge der Extremitäten, ein hinter den normalen weiblichen Verhältnissen zurückbleibender Fettansatz an den Hinterbacken und in der Unterbauchgegend, eine mangelhafte Behaarung der Regio pubis, eine Unterentwicklung der Brüste und die für den Gynäkologen besonders interessanten Momente — die Kleinheit des Uterus und die Unregelmässigkeiten oder das Fehlen der Menstruation[1]).

2. *Theoretisches.*

Fassen wir nunmehr das Ergebnis der vorliegenden Beobachtungen über die Folgen der Kastration beim Menschen zusammen.

Als bedeutungsvolles Moment tritt uns zunächst entgegen, dass die Gestaltung des menschlichen Organismus in morphologischer, physiologischer und psychischer Beziehung von dem Vorhandensein der Geschlechtsdrüsen abhängig ist. Man mag im Einzelnen verschiedener Meinung sein über das Ausmass dieser Abhängigkeit, und es mögen die Angaben über die Folgen der Kastration zuweilen noch so unbestimmt lauten, wie das bei der Frau der Fall ist: dass aber eine solche Abhängigkeit vorhanden ist, lässt sich unter keinen Umständen verneinen.

Wir haben gesehen, dass die Geschlechtsdrüsen nicht nur diejenigen Organe zu beeinflussen vermögen, die zum Begattungsapparat gehören, sondern auch solche Geschlechtsmerkmale, die in keiner Beziehung zur sexuellen Funktion stehen, wie Haarwuchs, Verteilung des Fettansatzes, Körperformen usw. Sowohl die einen als die anderen können somit dem gestaltenden Einfluss der Geschlechtsdrüsen unterliegen.

Wird die Kastration zu einem Zeitpunkt ausgeführt, wo die Geschlechtsmerkmale schon ihre volle Ausbildung erlangt haben, so

[1]) Vgl. die eingehende Diskussion der Frage des weiblichen Eunuchoidismus bei Aschner, Die Blutdrüsenerkrankungen des Weibes. Wiesbaden 1918. p. 170 u. ff.

sind die Folgen der Kastration minder tiefgehend, als wenn die Kastration im jugendlichen Alter vorgenommen wird. Aber vorhanden ist der Einfluss der Geschlechtsdrüsen auch dann, wenn die Kastration im höheren Alter ausgeführt wird. Der Geschlechtsdrüse kommt also nicht nur die Funktion zu, die Ausbildung der Geschlechtsmerkmale fördernd zu beeinflussen, sondern sie auch im Zustande höchster Ausbildung zu erhalten. Namentlich die weitgehende Atrophie des Uterus und der Tuben bei der spät kastrierten Frau, das Schwinden oder die starke Abnahme des Geschlechtstriebes und der Begattungsfähigkeit, das Ausfallen der Haare beim spät kastrierten Manne sind wichtige Belege in dieser Richtung.

Auf Grund mancher Masse des Skeletts, auf Grund des vermehrten Fettansatzes und der hohen Stimme beim männlichen Frühkastraten, auf Grund des Bartwuchses, der unter den Merkmalen der Frau im Klimakterium auffällt, hat man die Behauptung aufgestellt, dass die Kastration nicht nur einen Schwund oder eine Abschwächung der homologen Geschlechtsmerkmale zur Folge habe, sondern auch ein Auftreten von manchen heterologen Geschlechtsmerkmalen nach sich ziehe. Man hat sich dabei auch darauf stützen zu können geglaubt, dass beim männlichen Kastraten, auch beim Spätkastraten, angeblich die Brüste zu einer starken Entfaltung gelangen. Nach den neueren Angaben der Autoren handelt es sich hier, wie wir schon erwähnt haben, wohl lediglich um eine Anhäufung von Fett in der Gegend der Mammae, nicht um eine Wucherung des Drüsengewebes. Auch bestimmte Masse des Skeletts beim männlichen Kastraten, die man als weiblich ansprechen wollte, wie z. B. die Beckenmasse, sind in Wahrheit nicht weiblich; ebensowenig die Stimme oder der Geschlechtstrieb. Sie bleiben vielmehr beim Frühkastraten auf kindlicher Stufe stehen. Auch der Fettansatz, wie ihn der männliche Kastrat aufweist, ist kein weibliches Geschlechtsmerkmal, da ja nicht der Fettansatz als solcher für den männlichen Kastraten charakteristisch ist, sondern die Lokalisation des Fettes. Und diese ist beim männlichen Kastraten zu sehr von derjenigen bei der normalen Frau verschieden, um als ein weibliches

Merkmal angesprochen werden zu können. Die einzigen Momente, die im Sinne der Auffassung verwertet werden könnten, dass nach der Kastration die heterologen Geschlechtsmerkmale zum Durchbruch kommen, sind der Bartwuchs und die tiefe Stimme bei der Frau im Klimakterium. Wir haben jedoch oben schon darauf hingewiesen, dass nach Tandler und Groß auch bei männlichen Kastraten ein Bartwuchs vorhanden ist, welcher dem weiblichen ähnlich ist. Von einem Auftreten typischer männlicher Merkmale beim weiblichen Kastraten kann nach alledem keine Rede sein[1]). Im übrigen sind diese verhältnismässig selten vorkommenden Erscheinungen des weiblichen Klimakteriums für sich allein ganz ungenügend, um eine Auffassung zu stützen, die von so grosser Tragweite ist. Und wir werden uns unten überzeugen können, dass auch die Tatsachen, die man aus den Beobachtungen an kastrierten Tieren zur Stütze der diskutierten Auffassung heranzieht, für dieselbe nicht zu verwerten sind.

Wir haben gesehen, dass der im jugendlichen Alter kastrierte Mann oder der Eunuchoide, ebenso das weibliche Individuum mit von vornherein unterentwickelten Geschlechtsdrüsen, ein und dieselbe Erscheinung am Skelett aufweisen: eine Disproportion der Körpermasse im Sinne einer Verlängerung der Extremitäten. Diese Abnormität beruht darauf, dass die Wucherungszone in den Epiphysen der Extremitäten über die normale Dauer hinaus erhalten bleibt. Das Wachstum der Knochen findet nicht seinen normalen Abschluss, es verbleibt länger auf kindlicher Stufe. Dabei muss es dahingestellt bleiben, ob der Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf das Wachstum des Skeletts ein direkter oder indirekter ist. Es wäre z. B. sehr wohl denkbar, dass die Geschlechtsdrüsen das Skelett auf dem Umwege über andere Drüsen mit innerer Sekretion beeinflussen. Mit dieser Möglichkeit ist umso eher zu rech-

[1]) Auch wenn man den Bartwuchs alter Frauen als einen typischen männlichen auffassen wollte, liesse sich noch der Einwand erheben, dass es sich bei den Frauen im Klimakterium ja nicht um eine Entfernung der Ovarien handelt und dass in den degenerierenden Ovarien männliche Pubertätsdrüsenzellen „aktiviert“ würden. Vgl. hierzu Kap. IX, C dieses Buches.

nen, als ja ein Ausfall der Geschlechtsdrüsentätigkeit auch auf die Drüsen mit innerer Sekretion von Einfluss ist. Die Schilddrüse kann beim männlichen Kastraten hinter der normalen an Grösse zurückbleiben. Die Hypophyse ist vergrössert. Da wir nun wissen, dass die Drüsen mit innerer Sekretion in mannigfaltigster Art und Weise das Wachstum mitbestimmen, so ist es leicht verständlich, dass die im jugendlichen Alter vorgenommene Kastration den ganzen Organismus in Mitleidenschaft ziehen muss. Die gegenseitigen Beziehungen der Organe mit innerer Sekretion sind uns aber noch viel zu wenig bekannt, und man kann darum diese Frage einstweilen nur ganz generell streifen. Wir müssen stets daran denken, dass sämtliche Organe in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis stehen und dass die Heraushebung des einen oder des anderen Organs als eines solchen mit innerer Sekretion uns nur ein Mittel ist für die bessere Orientierung in dem Knäuel gegenseitiger Beziehungen der Zellen, Gewebe und Organe im Organismus. Die Probleme, welche sich aus der gegenseitigen Abhängigkeit der Organe mit innerer Sekretion ergeben, einer Lösung zuführen, hiesse darum in letzter Linie nichts anderes als die Probleme der Biochemie restlos erschöpfen[1]).

Es ist oben darauf hingewiesen worden, dass nach der Kastration manche Geschlechtsmerkmale, wie der Kehlkopf und der Geschlechtstrieb, dauernd auf einer kindlichen Stufe verharren und nicht etwa in die heterosexuelle Form umschlagen. Ferner haben wir gesehen, dass auch das ganze Knochensystem länger auf einer kindlichen Stufe bleibt, als es der Norm entspricht. Tandler wird diesen Tatsachen gerecht, indem er sagt, dass eine Reihe der Erscheinungen, die man beim Kastraten beobachtet, nichts anderes sind als der Ausdruck einer „protrahierten Unreife". Die „protrahierte Unreife" hat nun zur Folge, dass die sexuelle Divergenz im Kastratentypus weniger betont ist als beim Normalen. Der männliche und der weibliche Kastrat streben gewissermassen einer gemeinsamen Form zu. Mit Rücksicht auf diese Beobachtungen hat Tandler auf die Möglichkeit hingewiesen, dass der Kastratentypus eine Annäherung dar-

[1]) Vgl. auch Kap. III. dieses Buches.

stellt an eine für beide Geschlechter gemeinsame Jugendform, bei welcher eine sexuelle Divergenz überhaupt noch nicht vorhanden ist[1]).

Dass der männliche Kastratentypus in seiner allgemeinen Körperform manche femininen Züge aufweist, wie z. B. das breitere Becken oder das bartlose Gesicht, kann gegen diese Auffassung nicht verwertet werden. Wenn man auch die Unterschiede in der Körperform zwischen Mann und Weib nicht ganz allgemein darauf zurückführen kann, dass das Weib etwa auf einer kindlichen Entwicklungsstufe verharre oder dass ihr Wachstum früher abgeschlossen werde[2]), so steht, wie Martin hervorhebt, die weibliche Körperform der kindlichen doch näher als die männliche[3]). Unter diesen Umständen ist es erklärlich, dass der männliche Kastrat manche Merkmale aufweist, die mehr oder weniger feminin erscheinen, die jedoch in Wirklichkeit gar nicht weibliche Merkmale zu sein brauchen, sondern als Merkmale einer gemeinsamen Jugendform aufgefasst werden können.

Die von Tandler erkannten Beziehungen drängen zur Annahme, dass während der ontogenetischen Entwicklung das Soma zunächst ein asexuelles Stadium durchläuft[4]), dass eine asexuelle Embryonalform[5]) vorhanden ist, die erst durch die gestaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen einer sexuellen Differenzierung zugeführt wird.

Die Beobachtungen, die über die Folgen der Kastration beim Menschen vorliegen, lassen sich allerdings auch in einem anderen Sinne verwerten, als der Annahme einer asexuellen Embryonalform

[1]) Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913. Vgl. S. 58.

[2]) Martin, Lehrbuch der Anthropologie. Jena 1914. S. 331.

[3]) Martin, l. c. S. 205.

[4]) Steinach, Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Eine Untersuchung über die Funktion und Bedeutung der Pupertätsdrüsen. Pflügers Archiv, B. 144, 1912. Vgl. S. 106.

[5]) Lipschütz, Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen. Anzeiger der Akad. d. Wissenschaften zu Wien. 1917. Nr. 10. — Archiv f. Entwicklungsmechanik B. 44, 1918.

entspricht, die erst durch die Geschlechtsdrüsen einer sexuellen Differenzierung zugeführt wird. Man könnte darauf hinweisen, dass einige Geschlechtsmerkmale, z. B. der Penis, der Bart, der Geschlechtstrieb auch nach der frühen Kastration noch bis zu einem bestimmten Grade zur Entwicklung gelangen können. Gar nicht davon zu reden, dass die Geschlechtsmerkmale, sowohl die körperlichen als die psychischen, beim Spätkastraten zum Teil erhalten bleiben können. Es besteht also eine gewisse Unabhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von der Geschlechtsdrüse, wenn derselben ein gestaltender, ein „protektiver" Einfluss auf die Ausbildung der Geschlechtsmerkmale auch nicht abgesprochen werden könne. Namentlich Halban hat diesen Standpunkt vertreten [1]).

Gewiss ist es richtig, dass, soweit man sich allein an dasjenige Tatsachenmaterial hält, welches auf Grund von Kastrationsversuchen ermittelt worden ist, die Annahme einer asexuellen Embryonalform, die erst durch die Geschlechtsdrüse sexuell gestaltet wird, nicht der allein mögliche Standpunkt ist: denn beim Kastraten lässt sich eine gewisse Unabhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von der Geschlechtsdrüse nicht ableugnen. Aber auf der anderen Seite darf man auch nicht in den Fehler verfallen und behaupten, dass allein der Standpunkt, wie ihn Halban eingenommen hat, auf Grund der Kastrationsversuche berechtigt sei. Wir müssen in Betracht ziehen, dass die Kastration, sie mag noch so früh vorgenommen werden, stets an einem Organismus angreift, bei dem schon alle Geschlechtsmerkmale mehr oder weniger stark ausgesprochen sind. In der Tatsache, dass manche Geschlechtsmerkmale nach der Kastration erhalten bleiben, kann also in keinem Fall ein Beweis gegen die Annahme erblickt werden, dass während der ontogenetischen Entwicklung das Soma ein asexuelles Stadium durchläuft. Es ist nicht auszuschliessen, dass die Geschlechtsdrüse vor der Kastration Zeit genug gehabt hat, die Ge-

[1]) Halban, Die Entstehung der Geschlechtscharaktere. Eine Studie über den formativen Einfluss der Keimdrüse. Arch. f. Gynäkologie, B. 70. 1903. Vgl. auch Wiener Klinische Wochenschrift 1902, Nr. 28.

schlechtsmerkmale an der asexuellen Embryonalform oder an dem asexuellen Soma zu fixieren, in der für das Geschlecht charakteristischen Weise zu gestalten[1]).

Die Beobachtungen an menschlichen Kastraten gestatten uns nicht, mit der erwünschten Sicherheit die Frage zu beantworten, ob und wie weit sich der Kastratentypus einer für beide Geschlechter gemeinsamen Form annähert. Noch schwerer ist es, durch die Beobachtungen an menschlichen Kastraten die Annahme zu begründen, dass diese gemeinsame Form eine asexuelle Jugendform darstellt und dass ferner jedes sexuell differenzierte Soma während der ontogenetischen Entwicklung ein asexuelles Stadium durchläuft, dass somit eine asexuelle Embryonalform erst durch die Geschlechtsdrüsen einer sexuellen Differenzierung zugeführt wird. Aber wir können jedenfalls sagen, dass die Auffaussung von Tandler und die entwicklungsphysiologische Hypothese, die ich im Anschluss an diese Auffassung zu begründen versuche, mit den am Menschen beobachteten Tatsachen in keinem Widerspruch stehen. Die experimentellen Beobachtungen über die Folgen der Kastration bei Säugetieren und namentlich bei Vögeln ergänzen nun aber in ausgezeichneter Weise die Beobachtungen am Menschen. Wir werden sehen, dass die Annäherung des Kastratentypus an eine gemeinsame Form eine Tatsache ist. Später werden wir uns auch überzeugen, dass die Hypothese, diese gemeinsame Form sei von einer asexuellen Embryonalform abzuleiten, auf der einen Seite durch eine ganze Fülle von Beobachtungen gestützt werden kann, und dass sie uns, auf der anderen Seite, für die Orientierung über das Problem der ontogenetischen Entwicklung der Geschlechtsmerkmale wertvolle Dienste zu leisten vermag.

B. Die Folgen der Kastration bei Säugetieren.

1. Die körperlichen Folgen der Kastration.

a) Beschreibendes.

Obgleich die Kastration an Säugetieren, so am Rind und am Pferd, schon seit alten Zeiten ausgeführt wird, ist unsere Kenntnis

[1]) Lipschütz, Prinzipielles zur Lehre von der Pubertätsdrüse. Archiv f. Entwicklungsmechanik, B. 44, 1918.

über die Folgen der Kastration und über den Einfluss, welcher den Geschlechtsdrüsen auf die Ausbildung der Geschlechtsmerkmale zuzusprechen ist, durch diese aus wirtschaftlichen Gründen geübte Kastration nur wenig gefördert worden. Die wichtigsten Aufschlüsse über die Folgen der Kastration bei Säugetieren verdanken wir den planmässig durchgeführten Versuchen an der Ratte, am Meerschweinchen, am Kaninchen, am Hund und am Igel. Erst in jüngster Zeit sind auch am Rind planmässige Beobachtungen über die Folgen der Kastration vorgenommen worden. Wir werden zunächst die Veränderungen beschreiben, die man beim kastrierten Säugetiermännchen beobachtet hat, wobei wir uns namentlich an die jüngsten Arbeiten halten wollen.

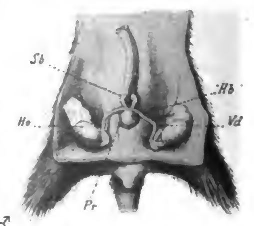


Abb. 11.
Normales Rattenmännchen im Alter von 1 Monat. *Ho* = Hoden, *Pr* = Prostata, *Vd* = Vas deferens, *Sb* = Samenblasen, *Hb* = Harnblase. Die Samenblasen sind noch sehr schwach entwickelt, die Prostata ist makroskopisch kaum zu sehen. Nach Steinach.

Nimmt man, wie es Steinach[1]) getan hat, bei jugendlichen Rattenmännchen im Alter von 4—6 Wochen die Kastration vor, so zeigen sich sehr auffällige Folgen am Begattungsapparat. Der Begattungsapparat ist bei der Ratte in diesem Alter noch ganz unentwickelt (Abb. 11). Die Samenblasen sind 3—4 mm lang und etwa 1 mm breit. Sie sind leer und schlaff. Von der Prostata ist makroskopisch nur sehr wenig zu sehen. Der Penis ist noch nicht bis zur Reife entwickelt. Er ist kurz und dünn, an der Spitze tritt

[1]) Steinach, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen. Pflügers Archiv, B. 56, 1894. Vgl. namentlich die III. Mitteilung: Ueber den Geschlechtstrieb der vor und nach der Pubertät kastrierten Ratten und über das Schicksal der akzessorischen Geschlechtsdrüsen infolge der Kastration. S. 333. — Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Zentralblatt f. Physiologie, Band XXIV, Nr. 13. Vgl. Kap. III.

der weisse fächerige Penisknorpel frei zu Tage. Der Schwellkörper ist noch mangelhaft ausgebildet, es fehlt die Eichel. Beim erwachsenen Tier (Abb. 12) sind die Samenblasen mächtige Organe, die etwa 40 mm lang, etwa 6 mm breit und mit einem gelben, gerinnungsfähigen Sekret strotzend gefüllt sind. Die Prostata ist beim erwachsenen Tier ein grosses lappiges Organ. Der Penis ist lang und dick, er lässt sich leicht vorstülpen; der Penisknorpel ist vom kräftigen Schwellkörper vollständig umwachsen, wobei der Schwellkörper mit seinem abgestutzten Ende den eichelartigen Abschluss des Penis bildet. Ganz anders liegen die Verhältnisse beim ausgewachsenen Kastraten (Abb. 13). Samenblasen und Prostata befinden sich beim erwachsenen Kastraten auf derselben Stufe der Entwicklung wie beim 4—5 Wochen alten Tier. Der Penis ist nur wenig gewachsen. Der ganze Begattungsapparat ist ungefähr auf derselben infantilen Stufe der Entwicklung stehen geblieben, auf der er sich befand, als die Kastration vorgenommen wurde.

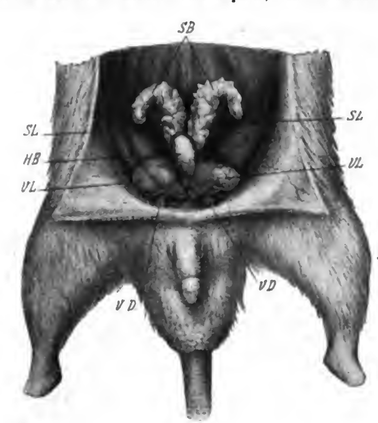


Abb. 12.
Normales erwachsenes Rattenmännchen. SB = Samenblasen, VL = Vorderlappen der Prostata, SL = Samenblasenlappen der Prostata, VD = Vas deferens, HB = Harnblase. (Die Hoden sind nicht blossgelegt). Nach Lichtenstern.

Gleiche Befunde lassen sich auch am Meerschweinchen erheben. Bei der Betrachtung eines ausgewachsenen Meerschweinmännchens, das in der Jugend kastriert wurde, fällt die Kleinheit des Penis auf. In seinen morphologischen Details ist jedoch hier der

Penis des ausgewachsenen Kastraten ebenso ausgebildet wie beim normalen Tier. Das erklärt sich daraus, dass der Penis beim Meerschweinchen im Alter von etwa 4—5 Wochen in seinen morphologischen Details schon demjenigen des Erwachsenen ähnlich ist.

Eine sehr auffallende Entwicklungshemmung ist auch am Penis des im Alter von 1—2 Monaten kastrierten Kaninchens festzustellen[1]). Richon und Jeandelize fanden den Penis ein Jahr nach der Operation noch immer in einem infantilen Zustand. Das Praeputium war bei den Kastraten klein, die Eichel konnte durch Zurückziehen des Praeputiums nicht freigelegt werden. Beim normalen Tier dagegen ist die Eichel schon im Alter von $4\,{}^1/_2$ Monaten deutlich entwickelt. Zieht man beim normalen Tier das Praeputium zurück, so hat die Eichel eine Länge von 1 cm, von der Eichelspitze bis zur Wurzel des Praeputiums gemessen.

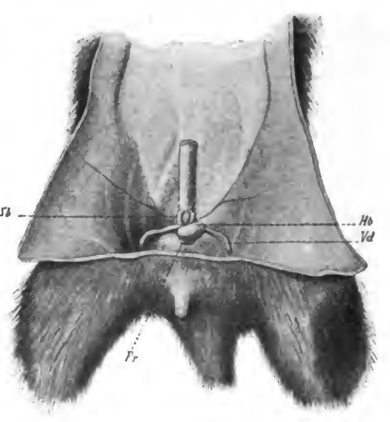


Abb. 13.

Rattenmännchen, 8 Monate alt, das im Alter von 1 Monat kastriert wurde. Man sieht, dass die beiden Vasa deferentia von den Hoden abgetrennt wurden. Prostata und Samenblasen sind auf derselben Entwicklungsstufe stehen geblieben wie beim jugendlichen Tier. Nach Steinach.

Die Kastrationsversuche an jugendlichen Tieren zeigen uns, dass eine Weiterentwicklung des Begattungsapparates ohne Geschlechtsdrüse nicht möglich ist. Eine Rückbildung der Anlagen

[1]) Richon et Jeandelize, Influence de la castration et de l'ovariotomie totales sur le développement des organes génitaux externes chez le jeune lapin. C. r. Soc. Biol. 1903. p. 1684.

konnte in diesen Versuchen nicht sicher beobachtet werden. Nimmt man aber die Kastration an bereits geschlechtsreifen Rattenmännchen vor, so kommt es auch zu einer Rückbildung. Bei

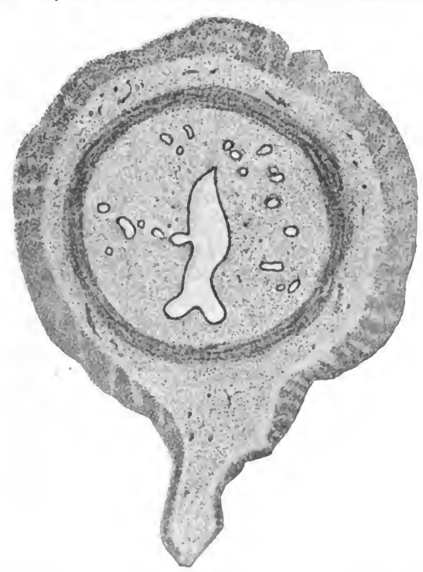


Abb. 14.
Querschnitt durch den Uterus einer normalen Ratte. Vgl. hierzu Abb. 15. Nach Marshall und Jolly.

Ratten, die nach Erreichung der Geschlechtsreife kastriert wurden, fand Steinach anderthalb Jahre nach der Kastration die Samenblasen erheblich geschrumpft. Die Schrumpfung rührte zum Teil von dem sehr verminderten Gehalt an Sekret her, denn die Samenblasen liessen sich durch Injektion wieder beträchtlich ausdehnen: aber nicht mehr bis zur normalen Grösse. Noch auffallender war die Verkleinerung der Prostata [1]).

[1]) Steinach, Untersuchungen usw. Pflügers Archiv, B. 56, 1894. Vgl. S. 335.

Eine Reihe von Beobachtungen an Säugetierweibchen, die von verschiedenen Autoren ausgeführt wurden [1]), hat ebenfalls ergeben, dass der Geschlechtsapparat nach der Kastration von jugendlichen Tieren nicht zur Entwicklung gelangt. Das gilt für Uterus, Tuben und Vagina. Der Unterschied zwischen dem Uterus eines normalen nicht brünstigen Tieres und demjenigen eines früh kastrierten Tieres fällt ohne weiteres auf. (Abb. 14 und 15). Die Unterentwicklung des letzteren betrifft sowohl die Schleimhaut als die Muskularis. Drüsen sind in der Schleimhaut nicht vorhanden. Das Epithel ist abgeflacht. Die Dicke der Muskularis ist um ein Vielfaches geringer als beim normalen Tier und die einzelnen Muskelbündel sind durch stark entwickeltes Bindegewebe von einander isoliert. Auch die Gefässentwicklung ist im Uterus des kastrierten Tieres nur gering. Solche Befunde sind beim Meerschweinchen, beim Kaninchen, bei der Ratte und beim Rind erhoben worden.

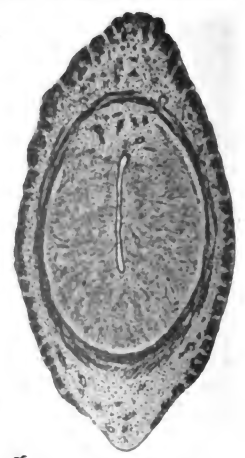


Abb. 15.
Querschnitt durch den Uterus einer kastrierten Ratte. Vgl. hierzu Abb. 14. Die Muskularis ist stark reduziert. In der Schleimhaut fehlen die Drüsen. Nach Marshall unc Jolly.

Widerspruchsvoll, wie schon beim Menschen, lauten auch beim Säugetiermännchen die Angaben über das Verhalten der Brustdrüse nach der Kastration. Nach Sellheim [2]) kommt es nach der Kastration von männlichen Kälbern im Alter von 6—8 Wochen zu einem verstärkten Wachstum der Brustdrüsen. Je älter der Ochs wird,

[1]) Vgl. die zitierten Werke von Biedl, Kammerer, Tandler und Groß. Namentlich aber Carmichael and Marshall, The correlation of the ovarian and uterine functions. Proceed. of the Royal Soc., B. Vol. 79. 1907. — Ferner Marshall, The physiology of reproduction. London 1910. Kap. IX.

[2]) Sellheim, Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere. Beitr. zur Geburtshilfe u. Gynäkol. B. V. 1901.

desto ausgesprochener zeigt sich der Unterschied gegenüber dem Stier. Die Zitzen nehmen beim Ochsen viel stärker an Länge und Breite zu als beim Stier. Auch das Drüsengewebe erwies sich auf mikroskopischen Schnitten beim Ochsen etwas reicher entwickelt als beim Stier. Ja, man will sogar Milchabsonderung nach Kastration beim Rind beobachtet haben. An männlichen Meerschweinchen, die Steinach im Alter von drei bis vier Wochen kastrierte, ist makroskopisch vermehrtes Wachstum der Brustdrüse nicht beobachtet worden. Die Frage verdient es jedoch, wie wir später sehen werden, noch eingehender untersucht zu werden, namentlich in mikroskopischer Hinsicht.

Widerspruchsvoll lauten auch die Angaben über das Verhalten der Brustdrüse beim weiblichen Säugetier nach Kastration. Bei den von Halban und von Steinach im jugendlichen Alter kastrierten weiblichen Meerschweinchen verharrten die Brustdrüsen in unentwickeltem Zustand. Manche Autoren weisen darauf hin, dass bei der Spätkastration die Brustdrüse nicht nur erhalten bleibt, sondern sogar zunehmen und Colostrum absondern kann [1]). Man darf jedoch nicht vergessen, dass in diesen Fällen ein unabsichtlich zurückgelassenes Stück Ovarialgewebe zur Wucherung [2]) und zur vermehrten Wirkung gelangt sein könnte.

Es ist selbstverständlich, dass bei Tieren, die im jugendlichen Alter kastriert wurden und bei denen die Ausbildung des Geschlechtsapparates zur normalen Höhe unterblieben ist, es nicht zu jenen periodischen Veränderungen des Sexualapparates kommen kann, welche die Brunst ausmachen und ein normales Funktionieren des Sexualapparates, z. B. des Uterus, zur Voraussetzung haben. Beim Frühkastraten bleiben die Erscheinungen der Brunst aus. Bezüglich des Spätkastraten lauten die Angaben verschieden, in ähnlicher Weise wie über die Menstruation bei der Frau. Allerdings scheint die Aufmerksamkeit der Untersucher auf diese Frage bei Säugetieren nicht in genügender Weise gerichtet gewesen zu sein. Ganz bestimmte Angaben über das Fehlen der Brunsterscheinungen

[1]) Zit. nach Kammerer, Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschritte der naturwissenschaftl. Forschung. B. V. 1912. Vgl. S. 108 u. 109.

[2]) Vgl. Carmichael and Marshall, On the occurrence of compensatory hypertrophy in the ovary. Il. of Physiology, Vol. XXXVI. 1908.

beim männlichen Igel, der nach der Geschlechtsreife kastriert wurde, macht Marshall. Nach Marshall kann beim Igel sogar die schon begonnene Brunst durch die während der Brunst vorgenommene Kastration unterbrochen werden. Wir kommen auf die Frage der Brunst ausführlicher bei der Besprechung des psycho-sexuellen Verhaltens des Froschkastraten zurück.

Eine grosse Reihe von Beobachtungen ist an Säugetieren über das Wachstum des Skeletts nach der Kastration gemacht worden. Die vorliegenden Befunde ergeben mit aller Sicherheit, dass die einzelnen Teile des Skeletts in ganz verschiedener Weise auf die Kastration reagieren. Daraus folgt, dass das Skelett als Ganzes und ebenso jeder einzelne Knochen beim Kastraten anders proportioniert sein muss als beim normalen Tier. Bei den Säugetieren ist genau wie beim Menschen eine Verlängerung der Röhrenknochen infolge der Kastration zu beobachten, wie die an Meerschweinchen und Kaninchen vorgenommenen Messungen ergeben haben[1]. Auch hier handelt es sich wohl wie beim Menschen um ein längeres Erhaltenbleiben der Epiphysenfugen, um ein länger fortgesetztes Wachstum der Knochen. Auch an grösseren Säugetieren, so am Hund, am Schaf und am Rind, sind eingehende Untersuchungen über das Verhalten des Skeletts nach der Kastration ausgeführt worden. Besonders eingehend ist das Skelett in jüngster Zeit von Tandler und Keller am kastrierten Rind studiert worden. Sie haben eine grössere Reihe von Messungen an normalen und kastrierten weiblichen Rindern in Obersteiermark ausgeführt[2]. Aus ihren Untersuchungen hat sich ergeben, dass das Wachstum der Röhrenknochen nach der frühen Kastration über die normale Dauer hinaus erhalten bleibt, so dass es zu einer Verlängerung der Röhrenknochen kommt, die sehr beträchtlich sein kann. Das Auffallendste in der äusseren Erscheinung dieser Tiere ist nach den Autoren die bedeutende Höhe. Von den elf weiblichen Kastraten,

[1]) Vgl. die Angaben bei Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin, 1913. Vgl. S. 25 u. ff.

[2]) Tandler und Keller, Ueber den Einfluss der Kastration auf den Organismus. IV. Die Körperform der weiblichen Frühkastraten des Rindes. Arch. f. Entwicklungsmechanik, B. 31, 1910.

die von ihnen gemessen wurden, hatten zehn eine Höhe von 140 cm und mehr. Von 250 normalen Tieren hatten dagegen nur vier diese Körperhöhe erreicht. Wie sich die Körperhöhe durch Kastration verändert, zeigt am besten die schematische Darstellung von Tandler und Keller (Abb. 16). Die gemessenen elf Kastraten hatten im Durchschnitt eine Körperhöhe von 143,5 cm, 100 normale Kühe eine solche von 131,2 cm.

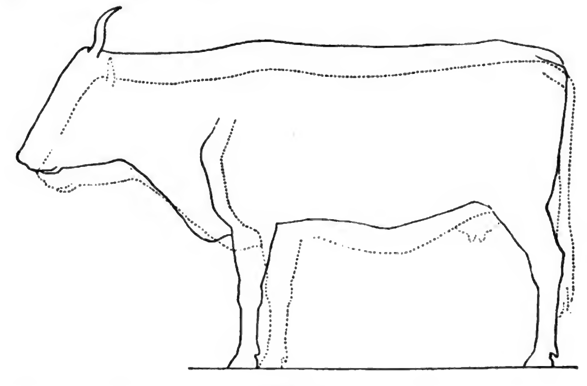


Abb. 16.
Schattenriss von normalen und kastrierten Kühen. Normale Kuh gestrichelte Linie; arithmetisches Mittel von 100 Tieren. Kastrierte Kuh — ausgezogene Linie; Mittel von 11 kastrierten Tieren. Nach Tandler und Keller.

Aber auch alle anderen Teile des Skeletts werden durch die frühe Kastration beeinflusst. Man hat hier ein besonderes Augenmerk auf den Schädel und auf das Becken gerichtet. Tandler und Keller heben in der eben erwähnten Arbeit hervor, dass die Geschlechtsunterschiede am Schädel des Rindes durch die Kastration im jugendlichen Alter verwischt werden. Der Schädel der Kuh und des Stieres sind durch Grösse und Form von einander unterschieden. Dagegen besteht beim männlichen und weiblichen Kastraten eine grosse Aehnlichkeit in der Kopfform:

beide sind einer gemeinsamen Form angenähert. Auch der übrige Körperbau des männlichen und weiblichen Kastraten ist sehr ähnlich. Es findet somit nach der Kastration im Bau des Skeletts nicht eine Annäherung des einen Geschlechts an das andere statt, sondern die Kastration veranlasst, wie Tandler und Keller sich ausdrücken, eine Konvergenz beider Geschlechter. Männlicher und weiblicher Kastrat streben im Bau ihres Skeletts einer gemeinsamen Form zu. Das Skelett von Kuh und Stier wird durch die Kastration gewissermassen der Geschlechtsmerkmale entkleidet, einer asexuellen Form zugeführt.



♂ Abb. 17.

Becken eines männlichen neugeborenen Lammes.



♀ Abb. 18.

Becken eines weiblichen neugeborenen Lammes.

Die Aehnlichkeit des männlichen und weiblichen Beckens fällt sofort in die Augen. Das weibliche Becken ist etwas grösser. Berücksichtigt man die einzelnen Masse im Verhältnis zur Länge, so ergeben sich für beide Becken ungefähr dieselben Verhältniszahlen. Nach Franz.

Diese Befunde von Tandler und Keller am Rind stehen in vollkommener Uebereinstimmung mit früheren Beobachtungen von

Franz¹) am Schaf. Franz hat das knöcherne Becken von neugeborenen Lämmern und von ausgewachsenen männlichen und weiblichen Tieren untersucht und er hat gefunden, dass die Becken neugeborener Lämmer keine deutlichen Geschlechtsunterschiede aufweisen (Abb. 17 und 18), dass dagegen die Becken ausgewachsener Lämmer geschlechtlich gut unterschieden sind (Abb. 19 und 20). Besonders deutliche Geschlechtsunterschiede weist das Kleine Becken



♂ Abb. 19.
Becken eines ausgewachsenen männlichen Schafes.



♀ Abb. 20.
Becken eines ausgewachsenen weiblichen Schafes.

Zwischen dem männlichen und weiblichen Becken sind deutliche Geschlechtsunterschiede vorhanden. Nach Franz.

auf. „Die Becken der männlichen Tiere sind gross, die Knochen derb, das Kleine Becken ist eng und lang. Die Becken der weiblichen Tiere sind kleiner, die Knochen schmächtig, das Kleine Becken ist kurz und geräumig.“ Kastriert man nun neugeborene Lämmer, so kommt es bei ihnen nur zu einer schwachen Andeutung der für das Geschlecht charakteristischen Beckenmerkmale (Abb. 21 und 22).

¹) Franz, Zur Entwicklung des knöchernen Beckens nach der Geburt. Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkol. B. XIII. 1909.

Die von Franz untersuchten Tiere wurden zwei Jahre nach der Operation getötet, also zu einem Zeitpunkt, wo das Wachstum der Tiere normalerweise schon zu Ende ist. Die Becken der männlichen Kastraten waren im Ganzen kleiner als beim normalen männlichen Tier, das Kleine Becken aber war geräumiger als beim normalen Bock; die Becken der weiblichen Kastraten waren ebenfalls im Ganzen kleiner, aber das Kleine Becken war weniger geräumig als beim normalen weiblichen Tier. Männliche und weib-



♂ Abb. 21.
Becken eines männlichen Frühkastraten.



♀ Abb. 22.
Becken eines weiblichen Frühkastraten.

Die kastrierten Tiere standen in demselben Alter (über 2 Jahre) wie die normalen Tiere in Abb. 19 und 20. Die Becken des männlichen und des weiblichen Kastraten sind einander sehr ähnlich. Nach Franz.

liche Kastraten haben ein Kleines Becken, das nach Länge und Geräumigkeit zwischen einem normalen männlichen und einem normalen weiblichen Becken steht. Blieben bei der Kastration auch nur kleine Reste von Ovarien zurück, so entwickelten sich normale weibliche Becken. Alles in allem: das Becken des männlichen Kastraten ist dem Becken des weiblichen Kastraten sehr ähnlich. Das Becken des Kastraten strebt einer gemeinsamen Form,

gleichsam einem asexuellen Typus zu. Die grosse Bedeutung dieser Befunde erhellt aus den schon im vorigen Abschnitt erörterten Beziehungen, auf die wir in weiteren Zusammenhängen noch ausführlicher zurückkommen werden.

Wie beim Menschen, so hat man auch bei der Ratte, beim Meerschweinchen, beim Kaninchen, beim Rind und beim Büffel gefunden, dass die Hypophyse nach der Kastration Veränderungen erfährt. Es kommt zu einer Zunahme des Volums und des Gewichts und zu charakteristischen histologischen Veränderungen[1]). Diese Befunde müssen uns in der Auffassung bestärken, dass die nach der Frühkastration auftretenden Veränderungen im Knochenwachstum, die wir mit Tandler und Groß als den Ausdruck einer „protahierten Unreife" bezeichnen dürfen, vielleicht auf dem Umweg über die Hypophyse zustandekommen. Auf jeden Fall müssen aber diese Beziehungen noch weiter experimentell untersucht werden, da ihnen eine allgemeinere Bedeutung zukommt.

B. Theoretisches.

Die planmässig durchgeführten Kastrationsversuche an Säugetieren ergänzen und erweitern in vielfacher Beziehung die Kenntnisse, die uns die Beobachtungen am Menschen über die Beziehungen der Geschlechtsdrüsen zu den anderen Organen vermittelt haben.

Wir sehen vor allen Dingen, dass auch bei den Säugetieren nicht nur die Begattungsorgane der gestaltenden Wirkung der Geschlechtsdrüsen unterliegen, sondern auch solche Geschlecktsmerkmale, die mit der sexuellen Funktion in keinem Zusammenhang stehen, wie das Wachstum mancher Teile des Skeletts.

Charakteristische Folgen treten bei den Säugetieren auch nach der Spätkastration ein. Sie bestehen in einer Rückbildung der Geschlechtsmerkmale.

Von einem Auftreten heterosexueller Merkmale nach der Kastration kann auch beim Säugetier nicht die Rede sein. Die Be-

---

[1]) Vgl. namentlich S. Schönberg und J. Sakaguchi, Der Einfluss der Kastration auf die Hypophyse des Rindes. Frankf. Zeitschrift für Pathologie, B. 20. 1917.

obachtungen, die man in dieser Richtung verwerten wollte, haben der Kritik nicht standgehalten. Vielmehr haben die Kastrationsversuche an Säugetieren neue und überaus bedeutungsvolle Beweise dafür erbracht, dass durch die Kastration im jugendlichen Alter, wo die Geschlechtsmerkmale noch nicht zur Entfaltung gelangt sind, der Organismus einer gemeinsamen Form, gleichsam einer asexuellen Jugendform, zugeführt wird. Die Befunde von Franz am knöchernen Becken, von Tandler und Keller am Schädel sind unzweifelhafte Beweise in dieser Richtung. In demselben Sinne könnten vielleicht auch die Befunde an den Brustdrüsen gedeutet werden: beim männlichen Kastraten, jedenfalls beim Rind, tritt vermehrtes Wachstum, beim weiblichen Kastraten Hemmung des Wachstums ein, so dass man von einer Tendenz zur Herausbildung einer asexuellen Brustdrüsenform sprechen könnte. Ich halte jedoch die letztere Frage, die von grossem theoretischen Interesse ist, noch nicht für genügend geklärt. Auch muss zugestanden werden, dass das Verhalten des Geweihs beim kastrierten Reh[1]) sich nicht ohne weiteres im Sinne unserer Auffassung deuten lässt.

Was die Befunde am Menschen vermuten liessen, wird durch die Beobachtungen über das Verhalten des Skeletts beim kastrierten Säugetiere zur Gewissheit: die Kastration im jugendlichen Alter führt zu einer „protrahierten Unreife" im Sinne von Tandler und Groß und lässt eine gemeinsame Form, gleichsam eine asexuelle Form, entstehen. Die Hypothese, dass eine asexuelle Embryonalform erst durch die gestaltenden Wirkungen der Geschlechtsdrüse der sexuellen Differenzierung zugeführt wird, gewinnt durch die Kastrationsversuche an Säugetieren eine neue und gewichtige Stütze.

2. Das psycho-sexuelle Verhalten des Kastraten.

Ausser den körperlichen[2]) Veränderungen ist auch eine Reihe von Veränderungen im psycho-sexuellen Verhalten[2]) bei Säugetieren nach der Kastration festgestellt worden.

---

[1]) Vgl. namentlich die Ausführungen von Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen etc., p. 31 bis 40.

[2]) Zur Vereinfachung sprechen wir im Folgenden von den morphologischen und physiologischen Merkmalen als von den „körperlichen" oder „so-

So viel ich weiss, sind die ersten systematischen Beobachtungen über das psychosexuelle Verhalten bei Säugetier-Kastraten von Steinach ausgeführt worden[1]). Rattenmännchen wurden im Alter von 45 Tagen kastriert. Spermatozoen waren weder in den exstirpierten Hoden, noch in den Nebenhoden nachzuweisen. Die vier kastrierten Tiere wurden zusammen mit einem normalen Männchen aus demselben Wurf aufgezogen. Bis zum 90. Tage zeigte keines der Tiere geschlechtliche Betätigung. Die ersten Zeichen von Geschlechtstrieb wurden beim normalen Männchen im Alter von 90 Tagen beobachtet, der erste Coitus am 100. Tage. Um dieselbe Zeit konnten auch bei den vier Kastraten die ersten ausgesprochenen Zeichen von Geschlechtstrieb festgestellt werden. Ihr Verhalten gegenüber Weibchen war demjenigen des normalen Männchens in vielem ähnlich. Sie erkannten mit Sicherheit das brünstige Weibchen und unterschieden es vom Männchen. Sie verfolgten, beschnupperten und beleckten das Weibchen in derselben Weise, wie es das normale Männchen tut. Sie versuchten das Weibchen zu bespringen und machten coitusähnliche Bewegungen, die sich von denen der normalen Männchen nur durch die weniger ungestüme Art unterschieden. Es fehlten aber gänzlich Erektion und Ejakulation. Nur in seltenen Fällen konnte eine sehr unvollkommene Erektion beobachtet werden. Das veränderte Verhalten der Kastraten zeigte sich auch, wenn man statt eines Weibchens ein fremdes normales Männchen zu den Kastraten in den Käfig setzte. Das Männchen wurde zwar als solches sofort erkannt, und es entspann sich ein Streit. Aber die Kastraten bekundeten weniger Mut und Kraft. Diese Erscheinungen konnten etwa ein Jahr lang beobachtet werden. Dann wurden die Tiere fauler, und auch die geringen Spuren der sexuellen Neigung nahmen

---

matischen" Merkmalen. Unter „psycho-sexuellem Verhalten" verstehen wir im Folgenden die Gesamtheit jener durch das Nervensystem vermittelten Reaktionen, die im Englischen mit dem Worte „the behaviour" bezeichnet werden.

[1]) Steinach, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Pflügers Archiv, B. 56, 1894. Vgl. S. 333 und ff. — Vgl. auch Sigm. Exner, Physiologie der männlichen Geschlechtsfunktionen. Handbuch der Urologie von Frisch und O. Zuckerkandl. B. I. Wien 1903. S. 221 u. ff.

ab. Wenn sich also beim Frühkastraten zur Pubertätszeit auch eine heterosexuelle Neigung bemerkbar machte, so fehlte dieser jedoch die Heftigkeit und Ausdauer des normalen sexuellen Triebes, es fehlte vor allem die sexuelle Betätigung, wie Erektion und Coitus.

Aehnlich dem Ratten-Frühkastrat verhält sich auch das frühkastrierte Meerschweinchen[1]). Bringt man ein Weibchen zu einem normalen Männchen in den Käfig, so wird das erstere, wie übrigens jeder Neuankömmling, auch wenn es ein Männchen ist, immer wieder an den Geschlechtsteilen berochen. Ist der Neuankömmling als ein Weibchen erkannt, so wird dieses vom Männchen verfolgt und das Männchen versucht den Aufsprung. Das normale Männchen zeigt in der Verfolgung des Weibchens eine sehr grosse Ausdauer: weicht das Weibchen dem Männchen aus, so folgt ihm das Männchen auf der Spur, immer wieder beriechend und immer wieder den Aufsprung versuchend. Ganz anders ist das Verhalten des männlichen Frühkastraten. Er mag Interesse für das Weibchen zeigen, wie für jeden Neuankömmling. Er mag das Weibchen auch beriechen, und es kann auch zu einem kurzen Kampfe kommen, wie er übrigens auch zwischen zwei fremden Meerschweinchen-Weibchen zu beobachten ist. Aber der Kastrat zeigt nicht das ausgesprochen sexuelle Interesse, wie das normale Männchen: es beriecht nicht immer oder nur flüchtig, verfolgt nicht das Weibchen, versucht nicht den Aufsprung. Ist es zu keinem Kampfe gekommen, so zeigt der Kastrat bald überhaupt kein Interesse mehr für das Weibchen, das man zu ihm gesetzt hat. Setzt man zu einem Weibchen gleichzeitig ein normales Männchen und ein kastriertes Männchen, so ist nicht nur das unterschiedliche Verhalten der beiden letzteren gegenüber dem Weibchen von Interesse, sondern auch das gegenseitige Verhalten des normalen und kastrierten Männchens. Man sieht sofort, dass die grössere Aktivität auf Seiten des normalen Männchens ist: dieses beriecht, verfolgt und treibt den Kastraten, der sich sofort in eine passive Rolle schickt. Das normale Männchen sucht den Ka-

[1]) Beobachtungen, die ich dank dem Entgegenkommen von Herrn Professor Steinach an seinen Versuchstieren ausführen konnte.

straten vom Weibchen fernzuhalten, das als solches vom normalen Männchen bald erkannt ist. Das normale Männchen schiebt sich zwischen Weibchen und Kastrat, wenn dieser in die Nähe des Weibchens gekommen ist und ruhig bei ihm verharrt. Das normale Männchen setzt sich zur Wehr gegen eine Gefahr, die ihm gar nicht droht, in derselben Art und Weise, als ob es gegen einen normalen Gegner ginge. Das Männchen stellt sich in drohender Haltung vor den Kastraten auf, spreizt die steif aufgerichteten Beine, reckt den Kopf in die Höhe und lässt das charakteristische klappernde Geräusch ertönen, welches die Männchen mit den Zähnen vollführen. Das ist wie ein Anreiz zum Kampf für den Kastraten, der sich schnell ebenfalls in drohende Haltung bringt und zu klappern beginnt. Das Klappern wirkt so ansteckend, dass man auch einen andern Kastraten in das Klappern einstimmen hören kann, der sich in demselben Stall, etwa zwei Meter weit entfernt, aufhält. Das Weibchen, um dessentwillen das normale Männchen den Kampf aufgenommen hat, sitzt unterdes fast bewegungslos in der Ecke des Käfigs. In der ganzen aufgeregten Szene ist das normale Männchen der Angreifer, nicht der Kastrat. Dementsprechend beobachtet man auch keinen hartnäckigen Kampf zwischen zwei Kastraten, wenn man sie gleichzeitig zu einem Weibchen in den Käfig setzt.

Steinach hat auch das psycho-sexuelle Verhalten des Spätkastraten mit demjenigen eines normalen Männchens verglichen. Steinach konnte feststellen, dass der Ratten-Spätkastrat in der ersten Zeit nach der Kastration den Coitus in normaler Weise ausführen kann. Schon wenige Tage nach der Operation war der Begattungstrieb bei den Spätkastraten zur Norm zurückgekehrt, um sich bei dem einen Versuchstier noch sechs Monate, bei zwei anderen Tieren noch vier Monate ungeschwächt zu erhalten. Die Erektion war bei den Tieren normal, ebenso die Intensität, mit welcher der Coitus, zuweilen mehrmals hintereinander, ausgeführt wurde. Lichtenstern hat diese Beobachtungen im Laboratorium von Steinach neuerdings an einer grösseren Anzahl von Versuchstieren bestätigen können[1]).

[1]) Lichtenstern, Untersuchungen über die Funktion der Prostata. Zeitschrift für Urologie. Bd. X. 1916. Vgl. S. 15.

Wir sehen, dass das sexuelle Verhalten des Spätkastraten zu Anfang ganz anders ist als dasjenige des Frühkastraten. Die unter dem Einfluss der Geschlechtsdrüse schon fixierten Reflexe bleiben zunächst noch bestehen. Aber nicht auf die Dauer. Denn nach dem Stadium unveränderter Potenz, das, wie erwähnt, bei dem einen Tier 6, bei zwei anderen 4 Monate anhielt, begann die Erektions- und Begattungsfähigkeit zu sinken, wenn auch die sexuelle Neigung noch weiter bestehen blieb. Zwar konnte Steinach noch ein Jahr nach der Kastration einigemal Erektion und Coitus beim Spätkastraten beobachten. Aber bald hörten Erektions- und Begattungsfähigkeit ganz auf, und das sexuelle Verhalten der Spätkastraten war jetzt von demjenigen der Frühkastraten nicht mehr verschieden: es waren sexuelles Interesse und Aufsprung auf das Weibchen mit coitusähnlichen Bewegungen vorhanden, aber keine Erektion und keine Begattung.

Diese Befunde stehen im Einklang mit den Beobachtungen an männlichen Haustieren, bei denen nach frühzeitiger Kastration der Geschlechtstrieb überhaupt nicht rege wird oder, meist erst nach einiger Zeit, völlig erlischt. Hengste, die erst in der Volljährigkeit kastriert werden, können in der ersten Zeit einen ungeschwächten Begattungstrieb zeigen, um ihn nach zwei bis drei Jahren zu verlieren [1]. Nach den Angaben der französischen Militär-Tierärzte sollen im Durchschnitt 2 bis 3% der Wallachen das sexuelle Interesse beibehalten, bespringen und sterile Ejakulationen haben [2]. Busquet, dem ich diesen Hinweis entnehme, glaubt, dass in diesen Fällen vielleicht ein anderes Organ vikariierend für die Geschlechtsdrüsen eintrete. Diese Auffassung ist ganz unberechtigt. Wie die Beobachtungen am Menschen und an Tieren zeigen, ist das psychosexuelle Verhalten des Kastraten verschieden je nach dem Alter, in welchem die Kastration vorgenommen wurde, und je nach dem Zeitraum, der seit der Kastration vergangen ist. Je älter das Tier bei der Kastration war und je kürzer der Zeitraum, der seit der Kastration

---

[1]) Schmalz, Zit. nach Bucura, Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Wien u. Leipzig 1913. Vgl. S. 22.

[2]) Busquet, La fonction sexuelle. Paris 1910, p. 252.

verstrichen ist, desto mehr Wahrscheinlichkeit ist vorhanden, dass ein sexuelles Interesse und eine sexuelle Betätigung erhalten bleiben werden. Da das zeitliche Moment in den Angaben über das psycho-sexuelle Verhalten der Wallache nicht berücksichtigt ist, muss auf Grund der zitierten Aussagen der französischen Tierärzte vielmehr geschlossen werden, dass beim Wallach in der Regel die sexuelle Betätigung infolge der Kastration schwindet.

Aus allen diesen Befunden ergibt sich, dass der Geschlechtsdrüse nicht nur die Aufgabe zukommt, das psycho-sexuelle Verhalten der Tiere zu voller Reife zu bringen, sondern es auch auf der Höhe zu erhalten. Wird die Kastration zu einem Zeitpunkt vorgenommen, wo das psycho-sexuelle Verhalten noch nicht zur vollen Ausbildung gelangt ist, so ist es nur rudimentär vorhanden, wie bei den Frühkastraten. Nimmt man die Kastration zu einem späteren Zeitpunkt vor, wo das psycho-sexuelle Verhalten schon zu voller Reife gekommen ist, so reicht der früher zur Wirkung gelangte gestaltende Einfluss der Geschlechtsdrüse, welche augenscheinlich bestimmte nervöse Reflexe bahnt oder bahnen hilft, noch für einige Zeit hin, um eine geschlechtliche Betätigung zu ermöglichen. Schliesslich kommt aber auch beim Spätkastraten der Moment, wo eine geschlechtliche Betätigung nicht mehr möglich ist.

Es ist, meiner Meinung nach, von vornherein zu erwarten, dass die Erektions- und Begattungsfähigkeit nach der späten Kastration beim Menschen häufiger und auch relativ länger erhalten bleiben wird als beim Säugetier. Denn beim normalen Menschen werden die sexuellen Reflexe, die der Erektion und der Begattung zugrundeliegen, durch mannigfaltigere Momente gebahnt und ausgelöst als beim Säugetier. Die Reize der Aussenwelt, welche die sexuellen Reflexe — die Erektion — auslösen, sind beim Säugetier eintöniger, sie gehören manchmal vielleicht gar nur einer bestimmten Qualität an. Zweifellos spielen hier Geruchsreize eine grosse Rolle. Steinach[1]) bestrich die Geschlechtsteile eines Rattenweibchens, das unaufhörlich von einem blinden Rattenmännchen besprungen und begattet wurde, mit einer Mischung von

[1]) Steinach, Untersuchungen usw. l. c. Vgl. S. 321 u. 322.

Leberthran und Petroleum. Bei Annäherung an die Scham schrak das Männchen jedesmal zurück und liess das Weibchen schliesslich in Frieden. Nach einer halben Stunde wurden die Geschlechtsteile des Weibchens mit Seife gereinigt und abgetrocknet, worauf das Weibchen wieder in den Käfig gesetzt wurde. Es wurde vom Männchen berochen und sofort mit grosser Heftigkeit besprungen. Ein anderer Versuch wurde mit Jodoform ausgeführt, das nicht besonders abstossend wirkte. Dieser Einseitigkeit, wenn man so sagen darf, in der Auslösung der sexuellen Reflexe beim Tier steht die Vielseitigkeit in der Auslösung der sexuellen Reflexe beim Menschen gegenüber. Die Beobachtung lehrt, dass der sexuelle Reflex beim Menschen schliesslich wohl durch sämtliche Momente der Aussenwelt ausgelöst werden kann, die ein oder mehrere Mal mit dem sexuellen Orgasmus assoziiert waren. Das beruht auf der weitgehenden Entwicklung der menschlichen Psyche. Der sexuelle Fetischismus hat in diesen Beziehungen seine Wurzeln. Aus diesen Verhältnissen heraus erklärt es sich auch, dass beim Menschen die Erektionsfähigkeit nach der Spätkastration zuweilen erhalten bleiben kann. Bei der Mannigfaltigkeit der Reize, durch die beim Menschen die sexuellen Reflexe auszulösen sind, hätte man sogar ein viel häufigeres und ausgesprocheneres Persistieren der Erektionsfähigkeit nach Spätkastration erwarten sollen, als es der Fall ist. Und dass ein Persistieren der Erektionsfähigkeit nach Spätkastration in der Mehrzahl der Fälle nicht angetroffen wird, ist uns ein erneuter Beweis dafür, in wie weitem Masse eine fortdauernde Wirkung der Geschlechtsdrüse für die Erhaltung der sexuellen Funktion nötig ist. Die Tatsache, dass beim menschlichen Spätkastraten die Erektionsfähigkeit kürzere oder längere Zeit noch bestehen bleibt, um erst ganz allmählich abzuklingen, kann nach alledem keinesfalls gegen die Annahme einer gestaltenden Wirkung der Geschlechtsdrüsen, einer Erotisierung[1]) des Zentralnervensystems durch die Geschlechtsdrüsen, verwertet werden. Der Spätkastrat zehrt, wenn seine Erektionsfähigkeit bestehen bleibt, von der früher vor-

---

[1]) Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Zentralbl. f. Physiologie. Bd. XXIV. 1910.

handen gewesenen gestaltenden Funktion seiner Geschlechtsdrüsen, die durch ihre erotisierende Wirkung auf das Nervensystem den sexuellen Reflex bahnen geholfen haben.

Alles, was wir über die Beziehungen der Geschlechtsdrüsen zur Gestaltung und Erhaltung des sexuellen Reflexes beim Säugetier und beim Menschen gesagt haben, gilt in gleicher Weise für die Erscheinungen der Brunst, soweit sie in periodischen Schwankungen im psycho-sexuellen Verhalten des Organismus zum Ausdruck gelangen. In Versuchen an Häsinnen konnte Bucura[1]) feststellen, dass das weibliche Säugetier nach der Kastration die Brunst und mit ihr den Geschlechtstrieb restlos verliert. Lacassagne[2]) kastrierte eine grössere Anzahl von Kaninchen vor und nach der Geschlechtsreife; die Tiere wurden regelmässig mit Männchen zusammengebracht; kein einziges Tier zeigte nach der Kastration jemals wieder Erscheinungen der Brunst. Wir kommen auf das Problem der Brunst ausführlicher bei der Besprechung der Brunst des Frosches noch mehrmals zurück. Der Frosch ist wohl das beste Objekt für die Erforschung der Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsen und Brunsterscheinungen.

C. Die Folgen der Kastration bei Vögeln.

1. Beschreibendes.

Die Kastration von Hähnen wird schon seit langem aus wirtschaftlichen Gründen geübt. Obgleich eine Reihe von Autoren, wie Sellheim, Foges, Poll u. a., auch planmässige Kastrationsversuche an Hähnen ausgeführt haben, herrschte bis vor kurzem keine volle Uebereinstimmung in der Frage über die Folgen der Kastration beim Hahn. Das dürfte darauf beruhen, dass die Geschlechtsdrüsen nicht immer vollständig entfernt wurden, und dass, wie Goodale hervorhebt, die Autoren in ihren Betrachtungen und Schlüssen nicht immer die Rassenverschiedenheiten und die normalerweise vorkom-

[1]) Bucura, l. c. Vgl. S. 22.

[2]) Lacassagne, Etude histologique et physiologique des effets produits sur l'ovaire par les rayons X. Thèse med. de Lyon 1913. Vgl. p. 214.

menden Variationen berücksichtigt haben[1]). In jüngster Zeit haben Pézard[2]) und Goodale[3]) über gelungene totale Kastrationen von Hähnen berichtet.

Das Interesse der Forscher hat sich bei den Vögeln namentlich den äusseren Geschlechtsmerkmalen zugewendet. Pézard kastrierte 3 Hähnchen einer gemischten Rasse, mit den vornehmlichen Charakteren der Leghorn-Rasse, und 3 Hähnchen der Orpington-Rasse. Die Tiere waren etwa 3 Monate alt; die äusseren Geschlechtsmerkmale, wie Kamm, Bart- und Ohrlappen, Sporen und männliches Gefieder, sind in diesem Alter noch nicht voll ausgebildet. Es wurde von Zeit zu Zeit die sagittale Länge des Kammes gemessen. Es ergab sich, dass auch bei den Kastraten der Kamm an Grösse zunahm; es liess sich aber durch einen Vergleich mit normalen Tieren nachweisen, dass das Wachstum des Kammes beim Kastraten anders verläuft als beim normalen Tier. Der Kamm wächst beim normalen Hahn schneller als der Körper als ein Ganzes, wenn man das Körperwachstum ausdrückt durch die Zunahme der Kubikwurzel aus dem Gewicht $\sqrt[3]{P}$, welcher Wert als ein vergleichbares lineares Mass dienen kann. Der Kamm und der Körper haben ein diskordantes Wachstum. Im Gegensatz dazu wächst der Kamm des Kastraten konkordant mit dem Körper[4]). Die von Pézard gezeichneten

[1]) Goodale H. D., Gonadectomy in relation to the secondary sexual characters of some domestic birds. Carnegie Institution Publications. Washington 1916. Vgl. S. 27.

[2]) Pézard, Sur la détermination des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés. Comptes rend. de l'Acad. Sc., t. 153, 1911, p. 1027. — Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. Paris 1918.

[3]) Goodale, Castration in relation to the secondary sexual characters of brown leghorns. American Naturalist 1913. — Gonadectomy etc. Carnegie Institution Publications. Washington 1916.

[4]) Pézard gebraucht hier den Ausdruck heterogonisches und isogonisches Wachstum. Ich ziehe jedoch die Ausdrücke diskordantes und konkordantes Wachstum vor. Sie passen hier besser. In der Geologie wird die gegenseitige Lagerung von Schichten verschiedenen Alters als Konkordanz bezeichnet, wenn die planen oder gefalteten Schichten parallel zu einander liegen. Wenn dagegen die Schichten unter einem Winkel zu einander liegen, so spricht man von einer Diskordanz. Wo eine Diskordanz vorhanden ist, muss vermutet werden, dass die Lagerung der älteren Schichten durch eine Verschiebung der Erdkruste verändert worden ist (Vgl. Martonne, Traité de Géographie physique. 2me édition. Paris 1913, p. 591). In der gleichen Weise ist der diskordante Verlauf

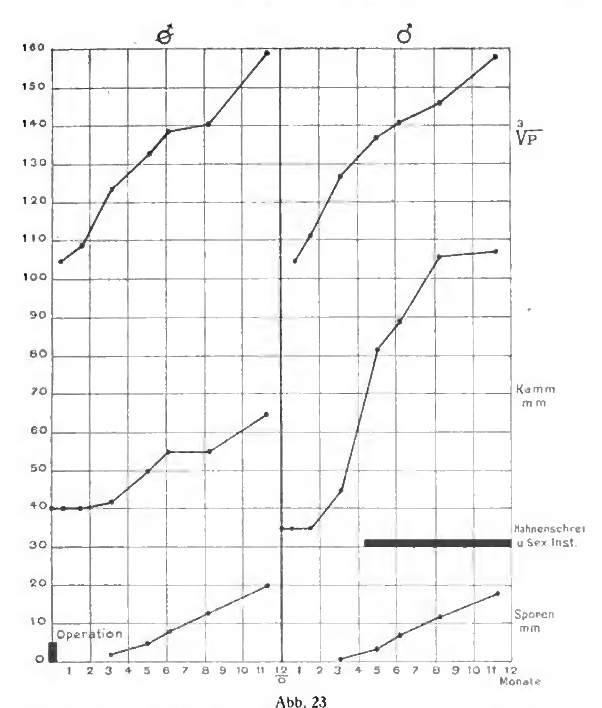


Abb. 23

Wachstum des Kammes und der Sporen beim normalen und kastrierten Hahn. Das allgemeine Körperwachstum, ausgedrückt durch die Kubikwurzel aus dem Gewicht, verläuft beim normalen und kastrierten Hahn gleich. Beim normalen Tier wächst der Kamm diskordant mit dem Körper, beim Kastraten dagegen konkordant. Das Wachstum der Sporen wird durch die Kastration nicht beeinflusst. Hahnenschrei und sexuelle Instinkte sind beim Kastraten ausgeblieben. Nach Pézard. (Etwas veränderte Zeichnung.)

---

der Wachstumskurven von verschiedenen Teilen des Organismus ein Hinweis darauf, dass das Wachstum des einen oder des anderen Teiles durch irgendwelche Faktoren abgeändert wird. Diese Faktoren sind in unserem Falle das physiologische Problem.

Kurven bringen diese Beziehungen sehr gut zum Ausdruck (Abb. 23). Wenn eine vollkommene Konkordanz im Wachstum vorhanden ist, so muss das Verhältnis der Länge des Kammes l zu $\sqrt[3]{P}$ oder $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$ im Verlaufe der Entwicklung beim Kastraten unverändert bleiben, während beim normalen Tier $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$ stark zunehmen muss. Beim normalen Tier, dessen Wachstumskurve in Abbildung 23 dargestellt ist,

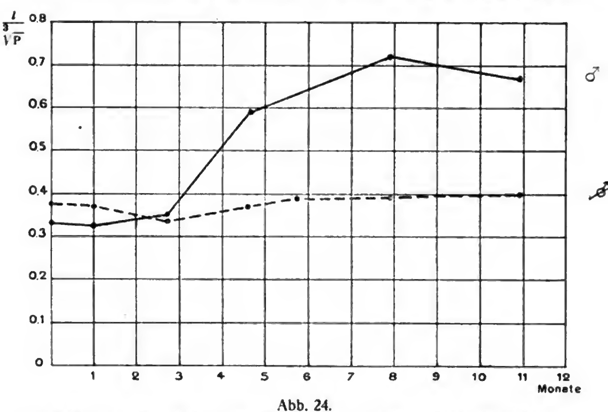


Abb. 24.

Verhältnis der Länge des Kammes zur theoretischen Körperlänge oder $\sqrt[3]{P}$ beim normalen und kastrierten Hahn. Ausgezogene Linie — normaler Hahn; gestrichelte Linie kastrierter Hahn. Beim kastrierten Hahn bleibt $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$ dauernd unverändert, während beim normalen Hahn $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$ um die Zeit der Geschlechtsreife stark zunimmt. Nach Pézard.

nahm $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$ im Laufe eines Jahres von 0,33 bis etwa 0,70 zu; beim Kastraten schwankte $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$ im Laufe eines Jahres zwischen 0,34 und 0,40 (Abb. 24). Im April, zur Zeit, wo die geschlechtliche Differenzierung beim normalen Tier beginnt, macht sich die Diskordanz bemerkbar. Wie der Kamm, so verhalten sich auch die anderen Kopfanhänge beim Kastraten. Sie bleiben alle nicht nur in der Länge und Höhe zurück, sie sind auch blutlos und dünn, während sie beim normalen Tier injiziert und dick sind. Auch Goodale hat das Ver-

halten der Kopfanhänge beim kastrierten Hahn sehr eingehend verfolgt, namentlich an der braunen Leghorn-Rasse. Auf Grund vieler Beobachtungen an Tieren, die in der Regel im Alter von 3 bis 4 Wochen kastriert wurden, findet Goodale, dass der Kamm und die Bartlappen nicht so klein bleiben wie zur Zeit der Operation. Die Basis des Kammes nimmt zu, entsprechend der Vergrösserung der Kopfmasse; auch wird der Kamm höher, wenn auch nicht in demselben Masse wie die Länge des Kammes zunimmt. Aber der Kamm des Kapauns ist nicht feminin, sondern infantil: er erreicht nicht die Grösse des weiblichen Kammes (Abb. 25). Nur wenn man den Kamm eines



Abb. 25.
Der Kamm bei normalen und kastrierten Tieren der braunen Leghorn-Rasse. a = erwachsener Hahn, b und c = erwachsene Hühner, d = erwachsener männlicher Kastrat. Nach Goodale.

braunen Leghorn-Kapauns mit demjenigen eines Plymouth-Rock-Weibchens vergleicht, das einen viel kleineren Kamm hat als das Leghorn-Weibchen, kann man in den Fehler verfallen und annehmen, dass der Kapaun einen weiblichen Kamm habe.

Im Gegensatz zu den Kopfanhängen wird das Wachstum der Sporen des Hahnes durch die Kastration in keiner Weise beeinflusst. Alle von Pézard und Goodale operierten Tiere hatten wohlentwickelte Sporen, die von denjenigen eines normalen Hahnes nicht zu unterscheiden waren (vgl. Abb. 26). Zwar können die Sporen beim Kapaun im Wachstum auch zurückbleiben, wie es manche Autoren beobachtet haben. Das hat aber, wie Goodale hervorhebt, nichts mit der Kastration zu tun, da bei manchen Rassen, namentlich bei der Brahma-Rasse und den mit ihr verwandten Rassen, auch die normalen Hähne zuweilen unterentwickelte Sporen haben.

Auch das Federkleid des Hahnes bleibt im Wesentlichen unverändert bestehen. Ja es kann sich beim Kapaun manchmal sogar noch reicher entwickeln als beim normalen Hahn. Sellheim[1]) hat darauf hingewiesen, dass die ganze Farbenpracht des Hahnes, die Hals- und Steissfedern, nach der Kastration erhalten bleiben. Foges[2]), der acht vollständige Kastrationen ausgeführt hat, sagt,



Abb. 26.

Kapaun der braunen Leghorn-Rasse, 3 Jahre alt. Vollständig kastriert. Der Kapaun ist vom normalen Hahn nur durch die mangelhaft entwickelten Kopfanhänge zu unterscheiden. Die Sporen sind von normaler Grösse, die Schwanzfedern prächtig entwickelt. Noch nicht veröffentlichte Photographie von W. E. Castle.

dass die Hals- und Sichelfedern bei den Kastraten manchmal so lang sind wie beim normalen Hahn. Bestimmter lauten die neueren Angaben über das Verhalten des Federkleides beim kastrierten Hahn: in den

[1]) Die Arbeit von Sellheim war mir im Original nicht zugänglich. Ich zitiere nach Kammerer, l. c. S. 103.

[2]) Foges, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Pflügers Archiv B. 93, 1903. Vgl. namentlich S. 42. — Keimdrüsen. In Jauregg und Bayer, Lehrbuch der Organotherapie. Leipzig 1914. Vgl. S. 378.

Versuchen von Pézard und Goodale blieb das männliche Federkleid bei den Kastraten stets erhalten. Pézard erwähnt, dass die für den Hahn charakteristischen Schwanzfedern beim Kapaun zuweilen stärker entwickelt, glänzender und farbenreicher sind als beim normalen Hahn. Auch Goodale findet, dass manche Federn beim Kapaun länger sind als beim normalen Hahn. Mit Recht sagt Goodale auf Grund seiner eigenen Beobachtungen, dass, wenn nicht der schmale Kamm und die schmalen Bartlappen vorhanden wären, der Kapaun beinahe wie ein normaler Hahn aussehen würde (Abb. 26). Wie sehr das Federkleid des Hahnes in seiner Gestaltung von den Geschlechtsdrüsen unabhängig ist, sagt uns der Befund von Pézard, dass mehr als ein Jahr nach der Kastration, als die Kapaune mauserten, wiederum ein unverändert männliches Federkleid erschien.

Das Wachstum des Skeletts wird nach Sellheim beim Hahn durch die Kastration in vielfacher Beziehung beeinflusst. Pézard fand Hals und Rumpf beim kastrierten Hahn verlängert. Auch nach Goodale ist der Kapaun grösser als das normale Tier. Das Gewicht des erwachsenen Kapauns fand Sellheim um etwa 26% höher als dasjenige des Hahnes. Die Gewichtszunahme beruht namentlich auf dem reichen Fettansatz des Kapauns, so dass das Gewicht der inneren Organe, wie des Gehirnes und des Herzens, relativ zum Körpergewicht beim Kastraten geringer ist als beim normalen Tier. Auch Foges hat auf den starken Fettansatz der Kastraten hingewiesen. Es handelt sich nach Pézard um eine ganz ausserordentliche Fettzunahme. Pézard fand, dass das periabdominale Fett, d. h. das Fett, welches das Abdomen auskleidet und nach Entfernung der Eingeweide zurückbleibt, bei den Kastraten 90 bis 250 g betrug, während die normalen Tiere nur 10 bis 60 g periabdominales Fett besassen.

Die Hypophyse ist nach Fichera beim kastrierten Hahn doppelt so gross als beim normalen Tier.

Das Vas deferens konnte Goodale in der Regel beim Kapaun nicht finden. Zuweilen ist es noch als ein dünner Gewebsstreifen nachzuweisen.

Die Abänderungen, die das psycho-sexuelle Verhalten des Hahnes durch die frühe Kastration erfährt, sind augenscheinlich

noch weitgehender, als wie sie oben für die Ratte und das Meerschweinchen beschrieben wurden. Die Angaben der Autoren stimmen hier allerdings nicht ganz überein. In der Regel kräht der Kapaun nicht, kämpft nicht mit Hähnen, beachtet nicht die Henne, macht keine Tretversuche. Er büsst also die Merkmale des männlichen psycho-sexuellen Verhaltens ein. Sellheim und Goodale haben jedoch beobachtet, dass der Kapaun noch in einer veränderten Art krähen und sexuelle Instinkte zeigen kann. Der Kapaun kräht nach Sellheim heiser, er kräht leiser und kürzer als der normale Hahn. Sellheim findet den Kapaun ebensowenig friedfertig wie den Hahn und er sagt, dass der Kapaun wie der normale Hahn kämpft. Bestimmter als bei Sellheim und Goodale lauten die Angaben von Pézard über das psycho-sexuelle Verhalten der Kastraten. Pézard sagt, dass der Kapaun niemals kräht, auch nicht in der Art, wie ein Hähnchen zur Zeit der sexuellen Metamorphose. Der Schrei des Kapauns gleicht vielmehr dem einsilbigen Glucksen der Henne. Der Kapaun ist zahm, friedfertig und träge. Niemals hat Pézard beobachtet, dass ein Hahn mit einem Kapaun kämpfte. Bringt man einen Kapaun in einen Stall, in welchem sich Hähne befinden, so nähern sich ihm die letzteren, aber der Kapaun zieht sich langsam zurück, ohne irgendwie auf die Annäherungsversuche zu reagieren. Er verhält sich, wie Pézard sich ausdrückt, neutral. Der Kapaun sucht nicht die Henne, er macht niemals sexuelle Annäherungsversuche, wie sie der Hahn in ganz charakteristischer Weise ausführt. Auch die Angaben, dass der Kapaun zuweilen weibliche Instinkte aufweise, hat Pézard nicht bestätigen können. Wir dürfen auf Grund dieser Befunde von Pézard sagen, dass beim früh kastrierten Hahn die Merkmale des männlichen psycho-sexuellen Verhaltens nicht zur Entwicklung gelangen.

Man geht kaum fehl, wenn man die Differenzen in den Angaben der Autoren über das psycho-sexuelle Verhalten des Kapauns darauf zurückführt, dass die Kastration nicht immer vollständig war. Versuche von Foges, Pézard und Goodale weisen in dieser Richtung hin. Aus den Versuchen von Pézard und Goodale geht auch mit aller Deutlichkeit hervor, dass kleine Stückchen Hodengewebe, die bei der Operation in der Bauchhöhle unbemerkt zurückbleiben,

später wachsen und die Folgen der Kastration zu einem Teil rückgängig machen können. Um wirken zu können, darf jedoch die Menge der vorhandenen Hodensubstanz nicht zu klein sein, worauf zuerst wohl Foges hingewiesen hat. Seine Versuche bringen allerdings noch keine sicheren Beweise in dieser Richtung. Wir kommen auf die bedeutungsvolle Frage der Quantität der wirksamen Substanz später noch mehrmals zurück.

Auch an erwachsenen Hähnen, d. h. an Tieren, die schon die sexuelle Reife erlangt haben, wurden Kastrationsversuche ausgeführt. Poll[1]) fand eine Rückbildung von Kamm und Bartlappen, dagegen keine Veränderungen im Federkleid. Pézard[2]) hat diese



♂ Abb. 27. ⚲

Rückbildung der Kopfanhänge bei einem Hahn, der im Alter von 1 Jahr kastriert wurde. a — zur Zeit der Operation, b — 26 Tage nach der Operation, c — 36 Tage nach der Operation, d — 3½ Monate nach der Operation. Nach Pézard.

Befunde bestätigt und das Verhalten des Kammes beim spätkastrierten Hahn auch von quantitativen Gesichtspunkten verfolgt. Wenn die Kastration vollständig ist, so zeigen sich schon wenige Tage nach der Operation die ersten Folgen. Die erektilen Organe, wie Kamm, Bart- und Ohrlappen erfahren eine Rückbildung (Abb. 27), die Tiere krähen nicht und büssen die sexuellen Instinkte ein. Am Federkleid und an den Sporen treten keine Veränderungen ein. Ist die Kastration unvollständig, so tritt keine Rückbildung der Geschlechtsmerkmale ein.

---

[1]) Poll, Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsberichte der Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin. 1909.

[2]) Pézard, Sur la détermination des caractères sexuels secondaires des Gallinacés. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris t. 154, 1912, p. 1183. — Le conditionnement physiologique .... Paris 1918, p. 57—82.

Nachdem wir die weitgehende Abhängigkeit kennen gelernt haben, in der die Geschlechtsmerkmale bei den Säugetieren von den Geschlechtsdrüsen stehen, und nachdem wir gesehen haben, dass auch manche Geschlechtsmerkmale des Hahnes, wie die erektilen Organe und die sexuellen Instinkte, von den Geschlechtsdrüsen abhängig sind, erscheint es auf den ersten Blick widerspruchsvoll, dass das Federkleid und die Sporen eine solche Unabhängigkeit von den Geschlechtsdrüsen besitzen. Ein Verständnis für diese Erscheinung werden wir gewinnen, wenn wir den Beobachtungen am Hahn die Befunde gegenüberstellen werden, die man an kastrierten Hennen erhoben hat.



Abb. 28.

Kastrierte Henne. (Reproduktion einer bunten Tafel.) Entwicklung eines männlichen Federkleides und Wachstum von Sporen. Man vergleiche hiezu Abb. 26: die kastrierte Henne ist einem kastrierten Hahn sehr ähnlich. Nach Goodale.

Goodale[1]) kastrierte Hennen der braunen Lehorn-Rasse im Alter von 4 Wochen bis etwa 4 Monaten. Das Federkleid der Tiere schlug in die männliche Form um. Es glich mehr dem Gefieder des Kapauns als demjenigen des normalen Hahnes, insofern die Federn länger waren. Auch kamen Sporen zur Entwicklung. Die kastrierte Henne ist einem kastrierten Hahn zum ver-

[1]) H. D. Goodale, Castration in relation to the secondary sexual characters of brown leghorns. American Naturalist 1913. — Gonadectomy in relation to the secondary sexual characters of some domestic birds. Carnegie Institution Publications. Washington, 1916.

wechseln ähnlich (Abb. 28). Goodale hat insgesamt bei 25 kastrierten Hennen einen mehr oder weniger ausgesprochenen Umschlag in männlicher Richtung beobachten können. Auch Pézard[1]) hat eine Anzahl Hennen im Alter von mehreren Monaten kastriert. Das Ergebnis war genau dasselbe wie in den Versuchen von Goodale. Die Tiere bekamen Sporen (Abb. 29), die nach etwa einem Jahre eine Länge von 2,3 cm erreichten, d. h. mit derselben Geschwindigkeit wuchsen wie beim normalen Hahn. Sobald die Mauserung eintrat, kam es auch zu sehr bedeutungsvollen Veränderungen im Federkleid: die kastrierte Henne bekam das Gefieder eines erwachsenen Hahnes (Abb. 30). Es bildeten sich die charakteristischen Hals-, Rücken- und Schwanzfedern aus. Wie Goodale hebt auch Pézard hervor dass, eine kastrierte Henne sich von einem Hahn schliesslich nur noch durch den kleineren Kamm, Ohr- und Bartlappen unterscheidet. Wenn man die Vorgeschichte des Tieres nicht kennt, kann man auf sein äusseres Aussehen hin nicht angeben, ob es eine kastrierte Henne oder ein kastrierter Hahn ist. Auch Guthrie[2]) hat

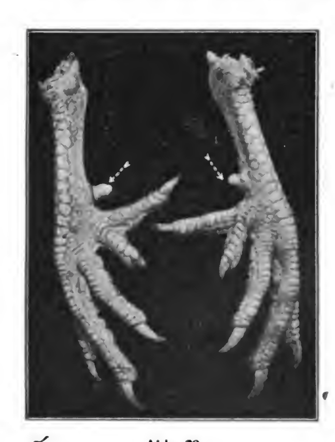


Abb. 29.
Sporen einer Henne, die vor sechs Monaten kastriert wurde. Die Länge der Sporen betrug 8 mm. Nach Pézard.

[1]) Pézard, Développement expérimental des ergots et croissance de la crête chez les femelles des Gallinacés. C. r. Acad. Sc., Paris, t. 158, 1914, p. 513. — Transformation expérimentale des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés. C. r. Acad. Sc., Paris, t. 160, 1915, p. 260. — Le conditionnement physiologique... Paris 1918.

[2]) Guthrie, Survival of engrafted tissue. II. Exp. Med. Vol. XII, 1910. Zitiert nach Goodale, l. c. Carnegie Public.

festgestellt, dass die Henne nach der Kastration das männliche Federkleid annimmt.

Der Eileiter ist nach Goodale bei der kastrierten Henne stets zu finden. Wenn er auch grösser ist als beim jungen Hühnchen, so ist er im übrigen doch ganz infantil.

Wie Goodale und Pézard übereinstimmend angeben, zeigen die kastrierten Hennen keine weiblichen sexuellen Instinkte.



Abb. 30.
Henne, die vor vier Monaten kastriert wurde. Photographie. Männliches Gefieder (Hals-, Rücken- und Sichelfedern) und Sporen. Vgl. Abb. 28. Nach Pézard.

Goodale und Pézard haben auch eine Reihe von Beobachtungen über die Folgen einer nur partiellen Entfernung der Ovarien gemacht. Ist das entfernte Stück des Ovariums nicht zu gross, so treten keine Veränderungen bei der Henne ein. Geringe Mengen von Ovarialgewebe, die bei der Kastration in der Bauchhöhle zurückgeblieben sind, können wahrscheinlich hypertrophieren, wie das oben für die Hoden erwähnt wurde, und die Folgen der Kastration wieder rückgängig machen.

Aehnliche Beobachtungen wie an Hühnern sind auch an

anderen Vögeln gemacht worden, bei denen ausgesprochene Geschlechtsunterschiede vorhanden sind. Pézard[1]) kastrierte jugendliche Gold- und Silberfasane, bei denen die männlichen Geschlechtsmerkmale noch nicht zur Ausbildung gelangt waren. Das Wachstum der Sporen wurde nicht gehemmt, bei der Mauserung entwickelte sich ein männliches Federkleid. Die erektilen Kopfanhänge des Silberfasans kamen nicht zur Ausbildung. Auch fehlten den Kastraten die sexuellen Instinkte. Fitzimons[2]) hat festgestellt, dass



Abb. 31.
Normale Rouen-Ente. Nach Goodale.

die Straussenhenne nach der Kastration das männliche Federkleid annimmt. Etwas abweichend verhält sich nach der Kastration die Ente, an der wiederum Goodale[3]) ausgedehnte Beobachtungen gemacht hat. Weibliche Enten der Rouen-Rasse, die im Alter von wenigen Wochen kastriert werden, nehmen, wie die kastrierte Henne, das Gefieder von Männchen an (Abb. 31, 32 u. 33). Bei der Mauserung bekommen die Tiere stets wieder das männliche Gefieder. In

[1]) Pézard, l. c. C. r. Acad. Sc., t. 153, 1911. — Le conditionnement physiologique... Ve chap.

[2]) Fitzimons, A hen ostrich with the plumage of a cock. Agr. II. Univ. South-Africa. Vol. 4, 1912. Zit. nach Goodale, l. c. Carn. Public.

[3]) Goodale, Some results of castration in ducks. Biological Bulletin. Vol. XX, 1910. — Gonadectomy usw. Carnegie Institution Public., 1916.

einem Falle wurde auch die Stimme der Ente mehr oder weniger männlich. Wie der Kapaun, büsst auch der kastrierte Erpel sein männliches Gefieder nicht ein. Aber bei der sommerlichen Mauserung legt der Erpel nicht mehr sein besonderes sommerliches Ge-Gefieder an[1]). Werden die Geschlechtsdrüsen nur unvollständig entfernt, so behält die Ente das weibliche Gefieder, während der Erpel

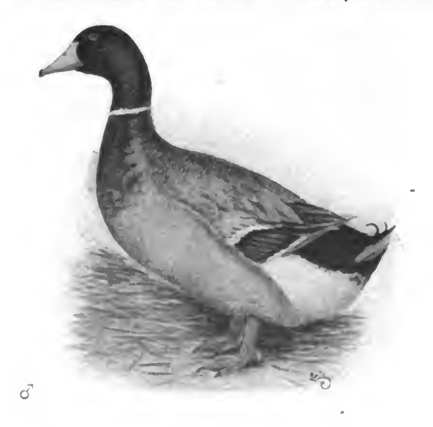


Abb. 32.
Normaler Rouen-Erpel. Nach Goodale.

die Fähigkeit beibehält, bei der sommerlichen Mauserung das sommerliche Gefieder anzulegen. Durch eine unvollständige Kastration sind wohl auch die Befunde zu erklären, die Poll (l. c.) an Erpeln erhoben hat. Die von ihm kastrierten erwachsenen Erpel waren noch fähig, das sommerliche Gefieder anzulegen.

[1]) Die Mauserung der Enten und Erpel findet im Sommer statt, in der Regel im Juni und Juli. Der Erpel legt jetzt sein besonderes sommerliches Gefieder an. Im frühen Herbst mausern Ente und Erpel ein zweites Mal. Der Erpel legt jetzt sein sommerliches Gefieder wieder ab; er trägt also dieses Sommerkleid nur einige Monate im Jahr. Bei den Kastraten wird die Mauserung unregelmässig.

2. *Theoretisches.*

Die Untersuchungen an kastrierten Säugetieren haben ergeben, dass infolge der Kastration nicht ein Umschlag in den heterologen Geschlechtstypus stattfindet, sondern eine Annäherung an eine gemeinsame Form, die der Geschlechtsmerkmale entkleidet zu sein scheint. Dasselbe sehen wir nun auch bei den Vögeln: äusserlich ist der kastrierte Hahn der kastrierten Henne zum verwechseln ähnlich, die kastrierte Ente und der kastrierte Erpel haben ein ähn-



Abb. 33.
Kastrierte Rouen-Ente. Die kastrierte Ente hat das Gefieder des Männchens angenommen. Auch die geringelten Schwanzfedern sind vorhanden. Nach Goodale.
(Abb. 31, 32 u. 33 sind Reproduktionen von bunten Tafeln.)

liches Gefieder. Auf den ersten Blick will es zwar scheinen, dass man die Kastrationsfolgen bei den Vögeln auch als einen Umschlag in den männlichen Typus deuten kann. Aber die kastrierte Henne besitzt nicht die sexuellen Instinkte des Hahnes und sie hat keinen männlichen Kamm. Man wird darum den Tatsachen eher gerecht, wenn man die bei der Kastration von Hahn und Henne entstehende Form auffasst als eine Annäherung an eine gemeinsame asexuelle Form, die jedoch bei den Vögeln äusserlich mehr dem männlichen als dem weiblichen Typus gleicht. Das

Federkleid und die Sporen des Hahnes, das Federkleid des Erpels können wir betrachten als zur Entwicklung gelangte Merkmale der gemeinsamen asexuellen Embryonalform, die durch die männliche Geschlechtsdrüse nur wenig oder gar nicht, wohl aber durch die weibliche Geschlechtsdrüse abgeändert werden[1]). In einem ähnlichen Sinne haben Pézard und Goodale ihre Befunde gedeutet. Pézard weist darauf hin, dass wir die Geschlechtsmerkmale in zwei Gruppen teilen müssen: in solche, die in ihrer Entwicklung von den Geschlechtsdrüsen abhängig sind, und in solche, die von ihnen unabhängig sind. Beim Hahn gehören Kamm, Bart- und Ohrlappen, Hahnenschrei und sexuelle Instinkte zur ersten Gruppe, das Gefieder und die Sporen zur zweiten. Dagegen ist das Gefieder der Henne der ersten Gruppe der Geschlechtsmerkmale zuzurechnen, indem bei der Henne die asexuelle Form des Gefieders durch die Wirkung der weiblichen Geschlechtsdrüse abgeändert wird. Goodale bringt diese Beziehungen zum Ausdruck, indem er sagt, dass bei den Vögeln die vererbbare Grundlage für beide Geschlechter augenscheinlich gleich sei und dass wir die männlichen Geschlechtsmerkmale als die vererbbaren genetischen Faktoren betrachten müssen. An der für beide Geschlechter gleichen somatischen Grundlage greifen die Geschlechtsdrüsen an, indem sie sie abändern.

Wie namentlich aus den Versuchen von Goodale an Erpeln hervorgeht, ist auch das Gefieder des Männchens bis zu einem gewissen Grade von den Geschlechtsdrüsen abhängig, indem kastrierte Erpel die Fähigkeit einbüssen, bei der sommerlichen Mauserung das besondere sommerliche Gefieder anzulegen. In Analogie mit diesem Befund von Goodale an kastrierten Erpeln darf man annehmen, dass überhaupt alle für die Brunst charakteristischen Veränderungen im männlichen Federkleid — und ebenso die Veränderungen im psycho-sexuellen Verhalten der Männchen — in der ganzen Klasse der Vögel von der männlichen Geschlechtsdrüse abhängig sind. Was das Gefieder des Hahnes betrifft, so darf man wohl sagen,

[1]) Lipschütz, Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien. 1917, Nr. 10.

dass es im grossen Ganzen von den Geschlechtsdrüsen unabhängig ist und dass das männliche Gefieder dem zur Entwicklung gelangten asexuellen Typus entspricht. Aber auch bei den Hühnervögeln unterliegt das männliche Gefieder einer Einwirkung der Geschlechtsdrüsen, die allerdings nur sehr wenig ausgesprochen ist, indem manche Federn beim Kapaun länger sind als beim normalen Hahn. Ferner hat Morgan[1]) gefunden, dass der Hahn der Sebright-Rasse, welcher im Gefieder der Henne gleicht[2]), nach der Kastration die für den Hahn unserer Hühnerrassen charakteristischen Federn bekommt. Hier würde es sich um einen deutlich ausgesprochenen hemmenden Einfluss auch der männlichen Geschlechtsdrüsen auf das Gefieder handeln. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass das auch für andere Arten zutrifft, z. B. für das Rebhuhn, wo Männchen und Weibchen einander sehr ähnlich sehen und ein Gefieder haben, das mehr dem bescheidenen Federkleid einer Henne entspricht. Auf der andern Seite müsste man dann manche Erscheinungen in dem Sinne deuten, dass das Ovarium nicht immer die Fähigkeit besitzt, das Federkleid und die Sporen der asexuellen Form hemmend zu beeinflussen. So gibt es Arten unter den Vögeln, bei denen sowohl Männchen als Weibchen ein Prachtkleid besitzen, wie der Ohrfasan und der Stieglitz[3]). Ferner besitzt bei manchen Hüh-

[1]) Morgan, Demonstration of the appearence after castration of cock-feathering in a hen-feathered cockerel. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. XIII, 1915. Die Arbeit war mir im Original nicht zugänglich. Zit. nach Goodale, Gonadectomy.., S. 45 u. 46, und Pézard, Le conditionnement physiologique.., p. 143.

[2]) Die Hähne dieser Rasse haben keine Sichelfedern im Schwanze. Der Schwanz ist jedoch beim Hahn ansehnlicher als bei der Henne. Vgl. Brehm, Tierleben. B. VII, 4. Auflage. Leipzig 1911. S. 68.

[3]) Den Hinweis auf den Ohrfasan (Crossoptilum auritum) und den Stieglitz entnehme ich Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben. B. I, Leipzig 1910. Vgl. S. 500. — Brehm (Tierleben. B. IX, 4. Auflage. Leipzig 1913. Vgl. S. 423) sagt über den Stieglitz: „Beide Geschlechter ähneln sich täuschend, und nur ein sehr geübter Blick unterscheidet an der etwas bedeutenderen Grösse, dem ein wenig mehr verbreiteten Rot im Gesichte und einem tieferen Schwarz auf reinerem Weiss am Kopfe das Männchen von dem Weibchen." Als ich mit einer guten Beobachterin der Natur über die Aehnlichkeit der beiden Geschlechter im Gefieder beim Stieglitz sprach, erzählte sie mir, dass sie sich früher sehr darüber gewundert habe, dass sie stets zwei Stieglitz-Männchen zusammen zu sehen bekam. Die Beobachterin hatte den weiblichen Partner des Stieglitzpaares für ein zweites Männchen gehalten. Eine so gut

nerrassen auch das Weibchen Sporen[1]). Ein von der allgemeinen Regel in der Klasse der Vögel ganz abweichendes Verhältnis zwischen den Geschlechtern besteht bei den Laufhühnchen (Turnicidae) und bei den Wassertretern (Phalaropus). Bei den Laufhühnchen, die in Südeuropa, Afrika, Asien und Australien vorkommen, besitzt das Weibchen ein bunteres Farbenkleid als das Männchen, es ist grösser und stärker als dieses. Das Weibchen ist hier auch der aktivere Partner im Liebesleben: die Weibchen lassen den Paarungsruf erschallen, führen Liebesspiele auf und kämpfen miteinander[2]). Das gilt in ähnlicher Weise für die Wassertreter[3]), die in den nördlichen Ländern, wie auf den Hebriden, Färöern, Island, Lappland und an Meeresküsten angetroffen werden. Auch bei der Goldralle oder Goldschnepfe (Rostratula capensis), die in Afrika und Süd-Asien vorkommt, sollen die Männchen brüten[4]).

Alle diese Beziehungen, die auf den ersten Blick ganz spezieller Natur zu sein scheinen, gewinnen in den hier diskutierten Zusammenhängen ein sehr grosses theoretisches Interesse. Hier knüpfen Probleme an, die für die Vererbungslehre und für die Stammes-

---

wie vollkommene Aehnlichkeit im Gefieder scheint bei dem in Turkestan lebenden Stieglitz (Carduelis caniceps) vorhanden zu sein, wie ich aus den Präparaten des Naturhistorischen Museums in Bern ersehe. — Ueber den Ohrfasan vgl. Brehm, Tierleben. B. VII, 4. Auflage. Leipzig 1911. S. 77: „Beide Geschlechter sind gleichfarbig."

[1]) Hesse l. c. spricht hier von einer „Vererbung männlicher Merkmale auf das Weibchen". Im Lichte der hier berichteten Tatsachen müssen diese Erscheinungen natürlich ganz anders gedeutet werden. Ich komme auf diese Frage eingehender zurück im Kap. XI.

[2]) Gengler, Das Liebesleben in der Vogelwelt. Stuttgart 1911. Vgl. S. 94—96. — Vgl. auch Brehm, Tierleben. B. VII, 4. Auflage, S. 5: „Auf Java vernimmt man zu dieser Zeit (um die Fortpflanzungszeit) an geeigneten Orten fortwährend den schnarrenden Ruf des dort häufigen Streitlaufhuhnes, und zwar ist in allen Fällen der Rufer nicht der Hahn, sondern — die Henne, die damit gleichgesinnte Schwestern zum Kampfe herausfordert. Denn die Laufhühner teilen mit den Wassertretern (Phalaropus) die höchst merkwürdige Eigentümlichkeit, dass bei ihnen die schöner gefärbten und stärkeren Weibchen sich in vieler Beziehung als Männchen gebärden, da nur sie balzen und mit einander kämpfen, während die kleineren Männchen das Brutgeschäft allein übernehmen, wobei ihnen ihr schlichteres Kleid insofern zustatten kommt, als es sie mehr vor Feinden schützt."

[3]) Vgl. Brehm, l. c. S. 268.

[4]) Brehm, l. c. S. 273.

geschichte von grosser Bedeutung sind und die zum Teil auch experimentell bearbeitet werden könnten, sei es durch Kastration, sei es durch Implantation von artfremden Geschlechtsdrüsen. Man müsste in jedem einzelnen Fall untersuchen, wie weit die von der allgemeinen Regel abweichende Reaktion des Somas bedingt ist durch ein abweichendes Verhalten der Geschlechtsdrüse, wie weit durch ein abweichendes Verhalten des zu bewirkenden somatischen Substrats. Beide Möglichkeiten müssen stets in Betracht gezogen werden.

Im Uebrigen darf das Gefieder natürlich nicht als ein unteilbares Ganzes genommen werden, ebensowenig wie das Skelett. Wie die einzelnen Knochen, unterliegen auch die einzelnen Federn nicht alle in gleicher Weise der Wirkung der Geschlechtsdrüsen. Ziehen wir ferner in Betracht, dass die Wirkungen der Geschlechtsdrüsen sich in verschiedener Richtung bemerkbar machen können, dass sie sowohl fördern als hemmen können oder, wie Pézard sich ausdrückt, positiv und negativ sind, so dürfen wir sagen, dass der Typus des erwachsenen Männchens oder Weibchens sich ergibt aus einem Zusammenspiel eines durch die Geschlechtsdrüsen geförderten, gehemmten und unbeeinflussten Wachstums der einzelnen Teile der asexuellen Embryonalform. Wir kommen auf diese prinzipiell wichtigen Fragen an anderer Stelle ausführlicher zurück[1]).

An kastrierten Enten hat Goodale auch einen Befund erhoben, der in die Auffassung von der asexuellen Embryonalform nicht hineinpasst. Goodale hat gefunden, dass die kastrierte Ente, die das männliche Federkleid annimmt, in manchen Fällen auch die Fähigkeit besitzt, bei der sommerlichen Mauserung das männliche Sommerkleid anzulegen. Es lässt sich einstweilen nicht sagen, durch welche Faktoren diese Verhältnisse bei der Ente kompliziert sein könnten.

D. Die Folgen der Kastration beim Frosch.

1. Beschreibendes.

Wir haben oben der Beziehungen gedacht, die zwischen den Geschlechtsdrüsen und den Erscheinungen der Brunst vorhanden

[1]) Vgl. namentlich Kap. XI: Pubertätsdrüsen und Formbildung.

sind. Am Frosch sind diese Beziehungen am eingehendsten studiert worden, und auf Grund der Untersuchungen von Nussbaum, Steinach, Meisenheimer und Harms am Frosch sind eine Reihe auch allgemein wichtiger Ergebnisse gewonnen worden.

Alljährlich treten beim Froschmännchen und Froschweibchen zur Paarungszeit, im Frühling, ganz charakteristische morphologische und funktionelle Veränderungen ein. Beim Männchen kommt es zur Vergrösserung der sogenanten Daumenschwielen, eines höckerigen Organs an den Daumen der vorderen Extremitäten. Der Werdegang einer Daumenschwiele, wie sie zur Brunstzeit vorhanden ist, ist histologisch gekennzeichnet durch eine Wucherung des Epithels der Epidermis, durch eine Vermehrung des Drüsengewebes und eine Einlagerung von Pigment[1]). Auch die Vorderarmmuskeln nehmen an Stärke zu. Von den Veränderungen an den eigentlichen Sexualorganen ist die Vergrösserung der Samenblase hervorzuheben[2]). Von funktionellen Zeichen der Brunst sind der Brunstlaut des Männchens und die Neigung zur Umklammerung zu nennen. Die Neigung zur Umklammerung ist beim brünstigen Froschmännchen ausserordentlich stark ausgesprochen. Um die Paarungszeit findet man im Freien nicht selten Froschmännchen, die tote Fische oder Holzstücke umklammert halten. Der Umklammerungsreflex ist um die Brunstzeit auch sofort auszulösen, wenn man die Brusthaut des Froschmännchens leise mit dem Finger berührt. Das umklammerte Objekt, ob es ein Weibchen oder ein anderer Gegenstand ist, wird kräftig festgehalten. Das Männchen drückt die höckerigen Daumenschwielen an die Brust des Weibchens. An der Stelle, wo die Daumenschwielen auf die Brust des Weibchens drücken, ist die Brusthaut häufig bis auf die Muskeln durchgerieben. Nach Nussbaum[3]) ist die Erregbarkeit sämtlicher Muskeln, namentlich aber der Arm-

[1]) Vgl. namentlich Harms, Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen und deren Beziehung zum Gesamtorganismus. Jena, 1914 Vgl. S. 230 und 231.

[2]) Vgl. namentlich M. Nussbaum, Ueber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. VI. Mitteilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. B. 80, II. Abt., 1912.

[3]) M. Nussbaum, Ueber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. VI. Mitteilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. B. 80, II. Abt. 1912. Vgl. S. 51.

muskeln, während der Brunst sehr gesteigert. Die Muskeln können bei elektrischer Reizung schon durch Ströme zur Kontraktion gebracht werden, auf welche die Muskeln normaler Tiere nicht reagieren. Nach den von Nussbaum berichteten Versuchen scheint mir dieser Schluss jedoch nicht genügend begründet zu sein.

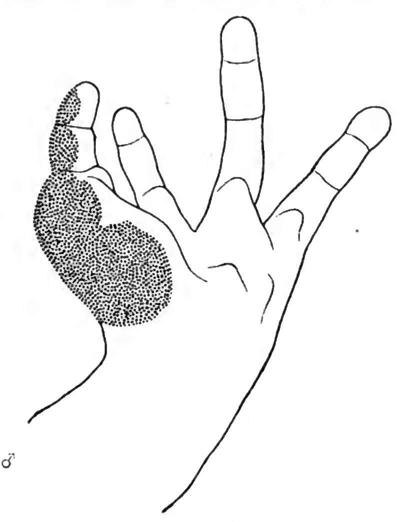


Abb. 34.
Daumenschwiele eines normalen männlichen Frosches während der Brunstzeit. Die schwarzen Punkte deuten die Epithelhöcker an. Der Daumen ist stark geschwollen, die Epithelhöcker reichlich entwickelt. Nach Meisenheimer.

Die erwähnten Erscheinungen kommen nun in der für die Brunst charakteristischen Ausbildung nicht zur Entwicklung, wenn man das Tier kürzere oder längere Zeit nach der letzten Brunst kastriert hat. Die Samenblasen bleiben klein, die Daumenschwielen entwickeln sich nicht in der normalen Stärke (Abb. 34 u. 35), die Umklammerung kommt nicht

in der normalen Weise zustande[1]). Steinach[2]) kastrierte eine Anzahl von Temporarien in den ersten Tagen des Januar, während Kontrolltieren nur ein entsprechender Bauchschnitt beigebracht, die Hoden aber unversehrt gelassen wurden. Zu Anfang März begannen

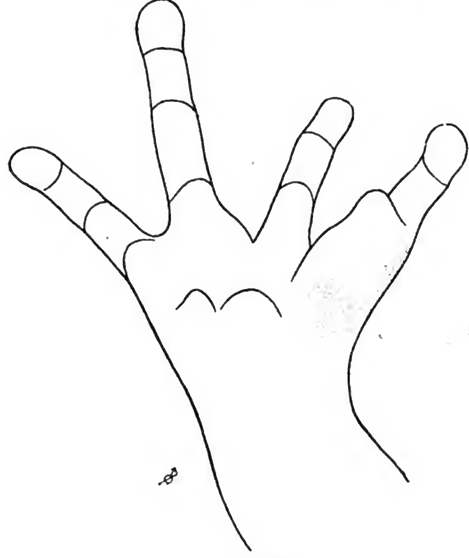


Abb. 35.
Daumenschwiele eines männlichen Frosches, der vor mehr als einem Jahr kastriert wurde, in der Brunstzeit. Die Anschwellung des Daumens ist ausgeblieben. Epithelhöcker kaum vorhanden. Nach Meisenheimer.

[1]) M. Nussbaum, Hoden und Brunstorgane des braunen Laubfrosches (Rana fusca). Pflügers Archiv B. 126. 1909. Vgl. namentlich S. 530, 532 und 534. — Meisenheimer, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechts-Differenzierung. Zweiter Beitrag. Jena 1912.

[2]) Steinach, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie u. s. w. Pflügers Archiv B. 56, 1894. Vgl. S. 313—314.

die Kontrolltiere spontan zu umklammern. Von den Kastraten dagegen hatte kein einziger während der ganzen Brunstzeit spontan umklammert. Harms[1]) hat auch Beobachtungen über den Brunstlaut beim kastrierten Frosch gemacht. Die Kastraten lassen den Brunstlaut nur dann ertönen, wenn man sie durch Hautreize dazu veranlassen sucht. Man hört dann einen dumpfen heiseren Laut.

Eine Abhängigkeit der Brunstcharaktere von den Geschlechtsdrüsen ist auch bei anderen Amphibien nachgewiesen worden[2]).

Wir haben oben gesehen, dass der Mensch und das Säugetier durch die Kastration zwar bestimmter Geschlechtsmerkmale entkleidet wird, dass aber manche Geschlechtsmerkmale, jedenfalls bis zu einem gewissen Grade, auch nach der Kastration erhalten bleiben können. Dasselbe ist beim Frosch der Fall. Es liegen hier Beobachtungen von Goltz, Nussbaum, Steinach und Harms vor. Goltz[3]) erwähnt, dass eine Unterbrechung der Paarung infolge der Kastration nicht einzutreten braucht. Nussbaum[4]) hat die Beobachtung gemacht, dass Männchen, welche während der Brunstzeit kastriert wurden, ein untergeschobenes Weibchen sofort umklammern. Steinach fand, dass bei Fröschen, die während der Brunst kastriert werden, der Umklammerungsreflex im Verlaufe von Tagen oder Wochen ganz schwindet, um aber später in abgeschwächter Form wiederzukehren[5]). Setzt man einen Kastraten auf den Rücken eines Weibchens, so umklammert er sofort oder nach einiger Zeit. Die Umklammerung des Kastraten ist jedoch niemals so stark wie beim normalen Tier. In der Regel machen sich die Weibchen schon nach wenigen Minuten wieder frei, was bei normalen Tieren nur höchst selten vorkommt. Länger als eine Viertelstunde dauerte keine einzige Umklammerung bei einem Kastraten. Eine spontane Umklammerung scheint beim Kastraten überhaupt nicht mehr vor-

---

[1]) Harms, Experimentelle Untersuchungen... Vgl. S. 175—176.

[2]) Vgl. die Angaben bei Biedl, Kammerer und Harms, l. c.

[3]) Goltz, Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869. Zit. nach Steinach.

[4]) M. Nussbaum, Ueber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. VI. Mitteilung. Arch f. mikroskop. Anat. B. 80, II. Abt. 1912. Vgl. S. 47.

[5]) Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale u. s. w. Zentralbl. f. Physiol. B. XXIV, 1910. Vgl. Kap. II, 2.

zukommen. Steinach[1]) hat in einer neuen Serie von Versuchen die Beobachtungen an Kastraten drei Jahre lang fortgesetzt, und es hat sich ergeben, dass die abgeschwächte Neigung der Kastraten zur Umklammerung, wenn man die Tiere in guter Pflege hält, jährlich wiederkehren kann, um nach Ablauf der normalen Brunstzeit wieder zu verschwinden. Auch die Daumenschwielen der Kastraten weisen nach den Beobachtungen von Harms[2]) und Steinach eine in der Brunstzeit periodisch wiederkehrende Vergrösserung auf. Diese Vergrösserung der Daumenschwielen ist zwar makroskopisch gut sichtbar, aber sie kommt nicht derjenigen gleich, wie sie beim normalen Tier während der Brunst beobachtet wird.

Alles in Allem: Die Reifung und die Erhaltung der Brunst ist von der Geschlechtsdrüse abhängig. Wenn der periodische Zyklus der Brunst bis zu einem gewissen Grade auch beim Kastraten bestehen bleibt, so kommt es nach der Kastration, ob sie vor oder während der Brunstzeit vorgenommen wird, niemals mehr zur Ausbildung einer normalen Brunst[3]).

2. *Theoretisches.*

Stellen wir nun die Befunde, die über die Abhängigkeit der Brunsterscheinungen von der Geschlechtsdrüse bei den Amphibien erhoben wurden, dem gegenüber, was wir über die Bedeutung der

[1]) Steinach, l. c. Kap. I.

[2]) Harms, Hoden- und Ovarialinjektionen bei Rana fusca-Kastraten. Pflügers Archiv, Bd. 133, 1910. Vgl. S. 35.

[3]) Nach Kammerer (Vererbung erzwungener Formveränderungen. I. Mitteilung: Die Brunstschwiele des Alytes-Männchen aus Wassereiern. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. 44, 1919. Vgl. S. 341 u. ff.) trifft das nicht zu für Alytes-Männchen, bei denen durch experimentelle Zuchtbedingungen eine Daumenschwiele erzeugt wurde. Wird die Geburtshelferkröte (Alytes) gezwungen, im Wasser zu laichen, so bekommen nach Kammerer die Männchen der folgenden Generationen Daumenschwielen. Wenn man Alytes-Männchen aus solchen Zuchten kastriert, so tritt die Brunstschwiele trotzdem immer wieder zur Brunstzeit auf. Kammerer schliesst aus diesen Befunden, dass bei Alytes die Regeneration der Schwielen zur Brunstzeit von der Geschlechtsdrüse unabhängig ist. Auf die Schlüsse, die Kammerer aus diesem Befunde über die Phylogenese und Ontogenese der Geschlechtsmerkmale zieht, kann hier nicht eingegangen werden. Seine Auffassung in dieser Frage weicht von derjenigen, die ich in diesem Buche vertrete, ab. (Anm. bei der Korrektur.)

Geschlechtsdrüse für die Reifung und Erhaltung der Geschlechtsmerkmale überhaupt beim Menschen, bei den Säugetieren und bei den Vögeln erfahren haben, so ergibt sich uns ein vollkommener Parallelismus im Verhalten der verschiedenen Arten. Hier wie dort eine gestaltende und erhaltende Wirkung der Geschlechtsdrüse. Hier wie dort aber auch ein teilweises Fortbestehen von Geschlechtsmerkmalen oder sogar eine Weiterbildung von Anlagen. Und wir dürfen auch hier wieder annehmen, dass diese scheinbar unabhängigen Geschlechtsmerkmale — die periodisch wiederkehrende, abgeschwächte Umklammerungsfähigkeit, die Anschwellung der Daumenschwielen — zur Zeit, wo die Kastration vorgenommen wurde, durch die gestaltende Funktion der Geschlechtsdrüsen schon so weit fixiert waren, dass auch nach Entfernung der Geschlechtsdrüsen eine teilweise Erhaltung oder sogar eine Weiterentwicklung möglich war. Diese Geschlechtsmerkmale bleiben erhalten oder erfahren eine Weiterbildung, weil die gestaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen der Kastration schon vorausgegangen war.

E. Die Folgen der Kastration bei Arthropoden.

Einige Partialprobleme, die sich auf die gestaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf die Geschlechtsmerkmale beziehen und die sich uns aus einer Betrachtung der Folgen der Kastration beim Menschen, bei den Säugetieren, bei den Vögeln und beim Frosch ergeben haben, können in interessanter Weise an den Befunden über die Folgen der Kastration bei Gliederfüsslern aufs neue diskutiert und gefördert werden. Es liegen Untersuchungen vor über die Folgen der experimentellen Kastration von Schmetterlingen, bezw. ihren Raupen, und über die sogenannte parasitäre Kastration von Krabben und verschiedenen Insekten. Wir werden jede dieser drei Gruppen gesondert behandeln.

1. Die Kastration von Schmetterlingen[1].

Kastrationsversuche an Schmetterlingen sind von Oudemans, Kellogg, Meisenheimer und Kopeć ausgeführt worden. Ver-

[1]) Vgl. zu diesem Abschnitt: Kopeć, Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entwickl.-Mechanik, B. 33,

suchsobjekte waren der Schwammspinner, der Seidenspinner, der Maulbeerspinner, der Kohl- und Rübenweissling u. a. Es wurden sowohl Raupen als Schmetterlinge kastriert, sei es, dass die Geschlechtsdrüsen mit der Schere herausgeschnitten, sei es, dass sie mit einer heissen Nadel oder mit dem Galvanokausten, wie er für medizinische Zwecke verwendet wird, zerstört wurden. Der geschlechtliche Dimorphismus ist bei den Arten, an denen die Autoren ihre Untersuchungen ausgeführt haben, sehr deutlich ausgesprochen.

Alle Autoren, die an Schmetterlingen experimentiert haben, stimmen darin überein, dass die Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen in ihrer Ausgestaltung und in ihrem Fortbestehen von den Geschlechtsdrüsen ganz unabhängig sind. Die Begattungsorgane kommen bei den Kastraten zu normaler Entfaltung. Farbe, Grösse und Form der Flügel kommen in normaler Weise zur Entwicklung, auch wenn die Raupen gleich nach der ersten Häutung kastriert werden. Entfernt man gleichzeitig mit den Geschlechtsdrüsen die Flügelanlagen der einen Seite, wie es Meisenheimer getan hat, so tritt eine mehr oder weniger vollständige Regeneration der Flügel ein; die sich regenerierenden Flügel haben das normale, für das Geschlecht charakteristische Aussehen, obgleich sie in einem Organismus zur Ausbildung gelangten, in dem die Geschlechtsdrüse nicht mehr vorhanden war. Ferner sind die Fühler und die Form des Abdomens beim Kastraten in normaler Weise entwickelt. Dasselbe gilt — mit manchen Einschränkungen, worauf wir später noch zurückkommen — auch für den inneren und äusseren Geschlechtsapparat, „obwohl die eigentliche Differenzierung der Anlagen von Geschlechtsgängen und Kopulationsapparat erst lange nach der vorgenommenen Operation ... vor sich geht“ (Meisenheimer). Auch der Geschlechtstrieb und die Instinkte der Brutpflege kommen nach der Kastration zu normaler Entfaltung.

1912. — Meisenheimer, Experimentelle Studien zur Soma- u. Geschlechtsdifferenzierung. I. Jena 1909. — Ferner die zusammenfassenden Darstellungen von Harms, Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen. Jena 1914. S. 139—155, und von Kammerer, Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschr. d. naturwissenschaftl. Forschung. B. V. 1912. S. 109—115.

Die Begattung wird vom kastrierten Männchen in normaler Weise ausgeführt; kastrierte Weibchen lassen sich sowohl von normalen, als von kastrierten Männchen begatten. Das kastrierte Weibchen des Schwammspinners verfertigt, wenn es begattet wird, in üblicher Weise das Schwämmchen, obgleich Eier natürlich nicht gelegt werden.

Auf Grund aller dieser Befunde wurde, wie schon gesagt, von den Autoren einstimmig auf eine völlige Unabhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen bei den Schmetterlingen geschlossen, und es wurden aus diesen Befunden indirekt auch Schlüsse auf die Wirbeltiere gezogen. Mussten wir oben zugeben, dass beim Menschen und vielleicht auch bei den Säugetieren früher die Möglichkeit offenstand, diejenigen Geschlechtsmerkmale, die von der Kastration unbeeinflusst bleiben — die schon fixierten Geschlechtsmerkmale, nach unserer Auffassung — als von der Geschlechtsdrüse bis zu einem gewissen Grade unabhängig zu erklären, wie es dem Standpunkt von Halban entspricht, so schien dieser Standpunkt bei den Schmetterlingen der allein mögliche zu sein.

Gewiss muss zugegeben werden, dass, wenn man die Befunde an Schmetterlingen allein für sich betrachtet, man schliessen muss, dass hier die Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen unabhängig sind. Man könnte daran denken, dass wie die Geschlechtsmerkmale in der Ontogenese durch die Geschlechtsdrüsen fixiert werden, um schliesslich eine relative Unabhängigkeit gegenüber den Geschlechtsdrüsen zu erlangen und der Kastration zu widerstehen, so könne auch in der Phylogenese eine Fixierung von Geschlechtsmerkmalen stattfinden, wodurch die letzteren von den Geschlechtsdrüsen unabhängig würden. Diese Annahme, die uns erklären soll, warum der Grad der Abhängigkeit in der Gestaltung der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen bei den einzelnen Arten verschieden ist, wurde von Oudemans gemacht. Herbst[1]) hat demgegenüber mit Recht hervorgehoben, dass diese Auffassung den alten Fehler enthält, in welchen Forscher so häufig verfallen, die noch nicht vollkommen genug vom entwicklungsphy-

[1]) Herbst, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901. Vgl. S. 80.

siologischen Denken durchdrungen sind. Denn wenn die Gestaltung der somatischen und psychischen Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen von den Geschlechtsdrüsen nicht abhängig ist, so folgt daraus nur, dass wir die Momente, aus denen die Differenzierung der Geschlechtsmerkmale erwächst, ausserhalb der Geschlechtsdrüsen suchen müssen. Entwicklungsphysiologisch ist also durch die Annahme einer Fixierung durch Erblichkeit noch nichts erklärt.

Im Uebrigen erscheint es uns nicht zulässig, dass man die Frage über die Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen bei den Schmetterlingen ohne Rücksicht auf die anderen Befunde diskutiert, die man im Stamm der Gliederfüssler, namentlich an Krebsen gemacht hat, bei denen die Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen sehr ausgesprochen ist. Wollten wir die Annahme gelten lassen, dass die Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen von den Geschlechtsdrüsen unabhängig sind, so würde sich ein Gegensatz zwischen zwei Klassen oder gar Ordnungen im Stamme der Gliederfüssler ergeben, wie er schärfer gar nicht gedacht werden kann. Es erscheint darum vor allem geboten, die Befunde an Schmetterlingen einer möglichst eingehenden kritischen Betrachtung zu unterwerfen. Wir müssen uns fragen, ob nicht Einwände erhoben werden können gegen den Schluss, dass die Befunde an Schmetterlingen für eine völlige Unabhängigkeit der Geschlechtsmerkmale bei denselben sprechen.

Man könnte erstens den Einwand machen, dass die Kastration vielleicht zu spät vorgenommen wurde, zu einer Zeit, wo unter dem Einfluss der Geschlechtsdrüsen schon eine Fixierung der Geschlechtsmerkmale stattgefunden hatte, wenn auch zunächst nur in einem latenten Zustand. Wissen wir ja aus den Untersuchungen am Menschen und an Säugetieren, dass die Geschlechtsmerkmale eine umso grössere Unabhängigkeit, sowohl in ihrer Ausgestaltung, als in ihrem Erhaltenbleiben, von der Geschlechtsdrüse aufweisen, je später die Kastration vorgenommen wird. Mit der Möglichkeit, dass die Unabhängigkeit nur durch eine bereits stattgefundene Fixierung der Geschlechtsmerkmale vorgetäuscht wird, ist stets zu rech-

nen. Herbst[1]) hat den hier erörterten Einwand gegenüber den Versuchen von Oudemans erhoben. Er gilt aber auch gegenüber den Versuchen von Meisenheimer und Kopeć, obwohl diese Autoren die Raupen in sehr frühen Entwicklungsstadien operiert haben. Eine Abschwächung erfährt dieser Einwand dagegen durch die schon erwähnten Versuche von Meisenheimer, in welchen gleichzeitig mit den Geschlechtsdrüsen die Flügelanlagen entfernt wurden. An Stelle der ursprünglichen Flügelanlagen bildeten sich neue Entwicklungszentren aus, aus welchen neue Flügel hervorgingen. Diese Regenerate waren somit im Verlaufe ihrer ganzen Entwicklung der Einwirkung einer Geschlechtsdrüse überhaupt nicht unterworfen. Trotzdem waren ihnen die Geschlechtscharaktere normaler Flügel eigen[2]).

Einen zweiten Einwand hat Kammerer diskutiert. Kammerer hält es für möglich, dass die Kastration bei den Schmetterlingen nicht vollständig gewesen ist. Namentlich für jene Versuche könnte dieser Einwand Geltung haben, in denen die Zerstörung der Geschlechtsdrüsen mit Hilfe einer heissen Nadel oder des Galvanokausten vorgenommen wurde. Aber auch beim Herausschneiden der Keimdrüsen hat man nach Kammerer nicht die ganz sichere Gewähr, dass sämtliches Geschlechtsdrüsengewebe entfernt worden ist, da die Ovarien eine verzweigte Form besitzen. Wie bedeutungsvoll ein solcher Einwand sein könnte, werden wir sehen, wenn wir näher auf den Mechanismus der gestaltenden Wirkung der Geschlechtsdrüsen eingehen werden (vgl. auch S. 52). Gegenüber den Versuchen von Meisenheimer und Kopeć kann man jedoch diesen Einwand von Kammerer kaum gelten lassen, da diese Autoren die inneren Organe ihrer Versuchstiere genau untersucht haben. Kammerer glaubt aber einen Befund von Oudemans als Stütze für seinen Einwand heranziehen zu können. So hat Oudemans mehrmals beobachtet, dass normale Schwammspinnerweibchen, die von kastrierten Männchen begattet wurden, Eier legten, und dass diese Eier sich normal entwickelten. Wenn nun beim Schwamm-

[1]) Herbst, l. c. S. 79.
[2]) Meisenheimer, l. c. Vgl. S. 107.

spinner, wie Kammerer hervorhebt, auch Parthenogenese vorkommt, so ist sie doch nicht die Regel, und die Annahme von Oudemans, dass es sich in den von ihm beobachteten Fällen um eine parthenogenetische Entwicklung der Eier gehandelt habe, könnte auch ein Fehlschluss sein. Denselben Einwand, dass eine Unvollständigkeit der Kastration das Resultat beeinflusst haben könnte, erhebt Kammerer auch gegen Versuche von Regen an anderen Insekten, und zwar an Feldgrillen. Die von Regen kastrierten Larven entwickelten sich zu Imagines, deren Geschlechtsmerkmale vollkommen ausgebildet waren.

Man könnte drittens folgendes einwenden. Wie wir später sehen werden, ist die Geschlechtsdrüse bei den Säugetieren durchaus kein einheitliches Gebilde, und die gestaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf die anderen Teile des Organismus ist nicht eine Funktion der samenbildenden Gewebe oder der Eizellen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die beiden mit verschiedenen Funktionen ausgestatteten Anteile der Geschlechtsdrüse, welche bei den Wirbeltieren örtlich vereinigt sind, bei manchen Arthropoden getrennt von einander bestehen. Unter diesen Umständen würde eine Entfernung der Hoden und Ovarien, in denen nur die Keimzellen lokalisiert wären, selbstverständlich ohne jeden Einfluss auf die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale bleiben müssen. Auch Caullery[1]) und Harms[2]) haben auf dieses Moment hingewiesen.

Schliesslich käme ein vierter Einwand in Betracht, den Kammerer sehr betont hat und der, wenn er berechtigt wäre, viel schwerer wiegen würde, als die vorhergehenden. Die Autoren, die an Schmetterlingen experimentiert haben, haben selber darauf hingewiesen, dass es nach der Kastration auch zu einigen Veränderungen bei den Schmetterlingen kommt, und man könnte versucht sein, diese Veränderungen auf einen Einfluss der Kastration zurückzuführen. Bei den von Meisenheimer kastrierten Schwammspinnerweibchen waren an verschiedenen Teilen des inneren Geschlechtsapparates Veränderungen aufgetreten: die

[1]) Caullery, Les problèmes de la sexualité. Paris 1913, p. 128 et 129.
[2]) Harms, l. c. S. 147.

schlauchförmigen „Kittdrüsen" wiesen eine ziemlich starke Verästelung auf, das Receptaculum seminis war beträchtlich modifiziert. Am auffallendsten waren die Veränderungen an den Oviducten, die stark verlängert waren. Das Epithel der Oviducte war stark abgeflacht und vakuolisiert, die Muskulatur sehr gelockert und reduziert. Auch Kopeć hat eine Verlängerung der Oviducte nach der Kastration beobachtet. Die Länge der Ausführungsgänge kann beim kastrierten Weibchen um ein Mehrfaches grösser sein als beim normalen Tier. Auch die von Meisenheimer beobachteten histologischen Veränderungen waren bei den Versuchstieren von Kopeć vorhanden. Ebenso wich das Receptaculum seminis bei den von Kopeć kastrierten Weibchen von demjenigen der normalen Weibchen ab. Kopeć fand zuweilen auch die Samenleiter verändert, sei es, dass sie verlängert oder verkürzt waren. Aus der Natur aller dieser Veränderungen, die infolge der Kastration auftreten, kann jedoch kaum geschlossen werden, dass die spezifische Gestaltung der betreffenden Organe von den Geschlechtsdrüsen beeinflusst wird. Diese Veränderungen sind zudem nicht konstant. Kopeć hat ferner gefunden, dass auch bei einseitiger Kastration der Stumpf des Eileiters der kastrierten Seite sich verlängern kann. Dasselbe gilt für die Verkürzung des Samenleiters. Kopeć führt alle diese Veränderungen zurück auf die durch die Kastration modifizierten mechanischen Verhältnisse. Nach Kopeć muss man das namentlich für das Weibchen gelten lassen, bei dem durch die Entfernung der Ovarien viel freier Raum im Abdomen geschaffen wird. Ferner spielen Verletzungen des inneren Geschlechtsapparates bei der Operation eine Rolle. Andere Veränderungen, wie diejenigen am Receptaculum seminis, kommen nach Kopeć als Missbildung bei nicht kastrierten Tieren vor.

Meisenheimer hat auch Veränderungen in der Flügelfärbung nach der Kastration festgestellt. So konnte bei kastrierten Schwammspinnerweibchen häufig eine Verdunkelung der normalerweise weissen Flügel beobachtet werden. Aus den kastrierten Raupen hatten sich Schmetterlinge entwickelt, deren Flügel ins Gelbbraune spielten. Bei männlichen Kastraten zeigte sich eine Aufhellung der normalerweise dunklen (graubraunen bis dunkelgelbgrauen) Flügel. Meisenheimer

erzielte jedoch eine Aufhellung der Flügel beim männlichen Falter auch dadurch, dass er geschlechtlich normale Raupen hungern liess. Diese Besonderheiten der Flügelfärbung sind somit nach Meisenheimer zurückzuführen auf eine schädigende Wirkung äusserer Faktoren. Bei weiblichen Faltern konnte durch Hungerkultur eine Verdunkelung der Flügel nicht erzielt werden. Aber Meisenheimer weist darauf hin, dass auch bei normalen weiblichen Faltern eine Neigung zur Ausbildung eines bräunlichen Anflugs der Flügelfarbe vorhanden ist; beim Kastraten tritt diese Neigung nur stärker in die Erscheinung. Im Gegensatz zu dieser Auffassung von Meisenheimer will Kammerer die Versuche an Schmetterlingen in dem Sinne deuten, dass durch die Kastration auch bei den Schmetterlingen jene Konvergenz der beiden Geschlechter zuwege gebracht wird, die mit aller Sicherheit bei den Säugetieren und den Vögeln beobachtet worden ist: eine Annäherung an eine asexuelle Form. Kopeć[1]) hat neuerdings die von Kammerer erhobenen Einwände zu entkräften versucht. Von wesentlicher Bedeutung ist dabei, dass Kopeć sich in eigens auf diese Frage gerichteten Versuchen überzeugen konnte, dass die Variabilität in der Flügelfärbung im Sinne einer Aufhellung derselben bei den kastrierten Männchen nicht grösser ist als bei den normalen, und dass die Verdunkelung der Flügel bei den kastrierten Weibchen nicht auf die Entfernung der Ovarien, sondern auf die Operation schlechtweg zurückzuführen ist. Schliesslich fand Kopeć, dass die Abweichungen im Bau des Receptaculum seminis in derselben Häufigkeit wie bei kastrierten Weibchen auch bei normalen anzutreffen sind. So kommt Kopeć zum Schluss, dass die völlige Unabhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen nicht in Abrede gestellt werden kann. Die äusseren Formen, der innere und äussere Geschlechtsapparat, die regenerierenden Flügel und Fühler, das psycho-sexuelle Verhalten werden in ihrer Gestaltung von den Geschlechtsdrüsen nicht beeinflusst.

[1]) Kopeć, Nochmals über die Abhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren (Fühlerregenerationsversuche mit Kastration und Keimdrüsentransplantation kombiniert). Zoologischer Anzeiger, B. 43. 1914.

2. Die parasitäre Kastration von Krabben.

Es ist seit mehr als 30 Jahren bekannt, dass manche Krabben in der freien Natur durch Parasiten kastriert werden. Man spricht von einer „parasitären Kastration". Giard[1]) hat sie ent-

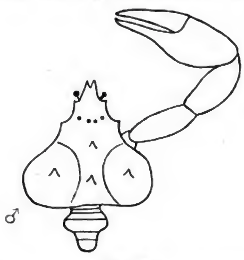


Abb. 36.
Normales Inachusmännchen. Rückenansicht. Natürliche Grösse. Die Schere ist gross, das Abdomen klein. Nach Smith.

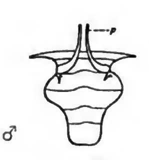


Abb. 37.
Abdomen eines normalen Inachusmännchens. Ventrale Ansicht. 2 Mal vergrössert. Man sieht die längeren, der Kopulation dienenden Anhänge und die reduzierten Extremitätenanhänge. Nach Smith.



Abb. 38.
Normales Inachusweibchen. Rückenansicht. Natürliche Grösse. Die Schere ist klein, das Abdomen gross. Nach Smith.

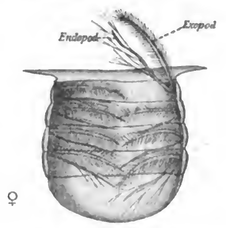


Abb. 39.
Abdomen eines normalen Inachusweibchens. Ventrale Ansicht. 2 Mal vergrössert. Man sieht vier Paar Spaltfüsse. Nach Smith.

[1]) Giard, De l'influence de certains parasites rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. C. r. de l'Acad. d. Sc. Paris, t. 103, 1886, p. 84. — Sur la castration parasitaire chez l'Eupagurus Bernhardus L. et chez la Gebia stellata Mont. Ebda., t. 104. 1887, p. 1113.

deckt, Geoffrey Smith[1]) und Potts[2]) haben sie sehr eingehend bei Inachus, beim Einsiedlerkrebs und anderen Arten weiter verfolgt.

Die Geschlechtsmerkmale sind bei Inachus sehr ausgesprochen. Das Männchen hat eine grössere und breitere Schere (Abb. 36),

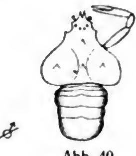


Abb. 40.
Infiziertes Inachusmännchen. Rückenansicht. Natürliche Grösse. Verkleinerung der Schere und Vergrösserung des Abdomens. Vgl. Abb. 38: das infizierte Männchen ist dem normalen Weibchen ähnlich. Nach Smith.

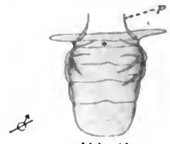


Abb. 41.
Abdomen eines infizierten Inachusmännchens. Ventrale Ansicht. 2 Mal vergrössert. Reduktion der Kopulationsanhänge und Ausbildung der Extremitätenanhänge. Vgl. hierzu Abb. 39. Nach Smith.

und sein kleineres Abdomen trägt nur zwei Paar Anhänge: die längeren, die der Kopulation dienen, und die kleineren reduzierten Extremitätenanhänge (Abb. 37). Die Schere des Weibchens ist kürzer und schmäler (Abb. 38), an seinem breiten Abdomen sitzen vier Paar



Abb. 42.
Infiziertes Inachusmännchen. Rückenansicht. Natürliche Grösse. Verkleinerung der Schere und Vergrösserung des Abdomens. Nach Smith.

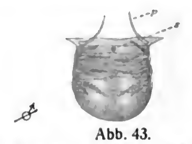


Abb. 43.
Abdomen eines infizierten Inachusmännchens. Ventrale Ansicht. 2 Mal vergrössert. Reduktion der Kopulationsanhänge und vier Paar gut entwickelte Spaltfüsse. Nach Smith.

Spaltfüsse (Abb. 39). Die Infektion von Inachus, welche die Kastration zur Folge hat, geschieht durch den Rankenfüssler Sacculina.

[1]) Smith, Rhizocephala. Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel. 29. Monographie. Berlin 1906.

[2]) Die Arbeiten von Potts waren mir im Original nicht zugänglich.

Die durch Parasiten hervorgerufene Kastration führt bei Inachus zu einer Reduktion eines so charakteristischen männlichen Geschlechtsmerkmals, wie der Kopulationshänge, und zur Annahme von Geschlechtsmerkmalen des Weibchens, wie der Spaltfüsse am Abdomen. Die Schere des Männchens wird kleiner, das Abdomen breiter. Auf diese Weise werden die infizierten Männchen mit Bezug auf ihre somatischen Geschlechtsmerkmale mehr oder weniger weiblich (Abb. 40 und 41). Die kastrierten Männchen können manchmal normalen Weibchen ausserordentlich ähnlich werden (Abb. 42 und 43), so dass man sie nur noch an dem reduzierten Kopulationsorgan und an dem etwas schmäleren Abdomen als umgewandelte Männchen erkennen kann. Im Gegensatz zu den Männchen erfahren die infizierten Inachus-Weibchen nur geringfügige Veränderungen. Sie unterscheiden sich von normalen Tieren nur insofern, als ihre Spaltfüsse kürzer werden (Abb. 44). Niemals nimmt das infizierte Inachus-Weibchen die Merkmale des Männchens an.

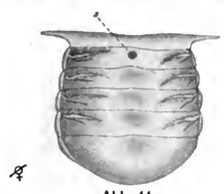


Abb. 44.
Abdomen eines infizierten Inachusweibchens. Ventrale Ansicht. 2 Mal vergrössert. Verkürzung der Spaltfüsse. Bei *s* Narbe von dem Parasiten. Nach Smith.

Bei 70 % der Inachus-Männchen oder -Weibchen, bei denen Smith Veränderungen in den äusseren somatischen Geschlechtsmerkmalen fand, konnte er auch Veränderungen an den Geschlechtsdrüsen feststellen. Bei den Männchen, die den Weibchen sehr ähnlich geworden waren, fand Smith die Geschlechtsdrüsen soweit zerstört, dass auch auf Serienschnitten kein Rest der Geschlechtsdrüse nachgewiesen werden konnte.

Als ein weiteres Beispiel von parasitärer Kastration bei Krabben sei hier Pachygrapsus marmoratus genannt, den ebenfalls Smith in Neapel untersucht hat. Auch hier nähert sich das kastrierte Männchen in seinem Aussehen dem Weibchen (Abb. 45). Jedoch sind nicht bei allen Arten von Krabben die Folgen der Kastration gleich. Bei den einen

ist der Umschlag ins entgegengesetzte Geschlecht stärker ausgesprochen als bei den anderen. Bei manchen bleiben die männlichen Geschlechtsmerkmale trotz der Kastration erhalten.

Die Beobachtungen bei Inachus können aufgefasst werden als eine Parallele zu den Beobachtungen an Vögeln, die nach der Kastration mehr oder weniger in den männlichen Typus umschlagen. Auch bei Inachus haben wir einen mehr oder weniger vollständigen Umschlag in die äussere Form des anderen Geschlechts. Es findet

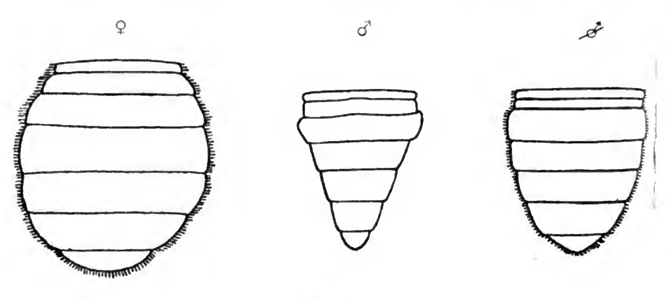


Abb. 45.

Abdomen von Pachygrapsus marmoratus. Beim infizierten Männchen nähert sich das Abdomen in seiner Form demjenigen eines normalen Weibchens: ⚥ nimmt eine Mittelstellung zwischen ♀ und ♂ ein. Nach Smith.

hier jedoch nicht ein Umschlag in die männliche Form, sondern in die weibliche statt. Und wie der kastrierte Hahn mit Bezug auf die äusseren Geschlechtsmerkmale nur geringfügige Veränderungen aufweist, so auch das durch Sacculina kastrierte Inachus-Weibchen. Den Umschlag der kastrierten Henne in die Form des Hahnes haben wir gedeutet nicht als eine Annäherung an die Form des anderen Geschlechts, sondern als eine Annäherung an eine für beide Geschlechter gemeinsame asexuelle Form. In demselben Sinne dürfen wir auch die Verhältnisse bei Inachus deuten: nur müssen wir annehmen, dass hier die gemeinsame asexuelle Form dem weiblichen Typus sehr ähnlich ist, während sie bei den Vögeln dem männlichen

Typus nahesteht. Das Fehlen der Spaltfüsse beim normalen Inachus-Männchen und ihr Erscheinen nach der Kastration wäre so zu erklären, dass durch die Kastration eine Hemmung ausgeschaltet wird, welche von der männlichen Geschlechtsdrüse auf manche Merkmale der asexuellen Form ausgeübt werden. Auf Grund der Beobachtungen an kastrierten Vögeln ist es ja wahrscheinlich geworden, dass die Geschlechtsdrüsen Hemmungswirkungen ausüben können. Aus Befunden, die Steinach an Ratten und Meerschweinchen, Pézard und Goodale an Hähnen erhoben haben und auf die wir später eingehend zurückkommen werden, hat sich ergeben, dass eine hemmende Wirkung der Geschlechtsdrüse auf manche Merkmale der gemeinsamen asexuellen Form sicher vorhanden ist[1]).

Smith hat die bei Krabben und speziell bei Inachus zu beobachtenden Erscheinungen in folgender Weise zu erklären versucht. Er geht aus von der merkwürdigen Tatsache, dass man bei Inachus-Männchen, die sich in ihrem Aussehen Weibchen angenähert haben, zuweilen eine hermaphroditische Geschlechtsdrüse mit beinahe ausgereiften Eiern und Spermatozoen findet. Es handelt sich in diesen Fällen nach Smith um Männchen, die zuerst der parasitären Kastration verfallen waren und bei denen sich später eine hermaphroditische Geschlechtsdrüse ausgebildet hat. Da nun aber die weiblichen somatischen Geschlechtsmerkmale beim kastrierten Männchen auch dann auftreten, wenn es nicht zur Entstehung einer hermaphroditischen Geschlechtsdrüse kommt, so ist klar, dass die somatischen Geschlechtsmerkmale des sich verwandelnden Männchens nicht etwa durch das zur Entwicklung gelangende Ovarium bedingt sein können. Smith nimmt an, dass die Entwicklung sowohl der somatischen Geschlechtsmerkmale als der Geschlechtsdrüsen bedingt wird durch einen dritten Faktor, durch eine im Organismus vorhandene „sexuelle formative Substanz". Man könnte sich nach Smith denken, dass diese formative Substanz, die Smith als ein Produkt des allgemeinen Stoffwechsels auffassen möchte, unter dem Einfluss des Parasiten verändert wird und dass es infolge davon zu einer Atrophie der Gonaden und zu den beschriebenen Veränderungen der somatischen

[1]) Vgl. Kap. VI, B. 1. a dieses Buches.

Geschlechtsmerkmale kommt. Um zu erklären, warum das Männchen sich mit Bezug auf seine Geschlechtsmerkmale dem Weibchen nähert, nimmt Smith ferner an, dass der männliche Organismus sowohl die männliche als die weibliche Modifikation der sexuellen formativen Substanz — die letztere Modifikation in latenter Form — enthält, während das Weibchen nur die weibliche Modifikation besitzt. Beim parasitär kastrierten Männchen wird nur die weibliche Modifikation der sexuellen formativen Substanz zerstört, und es muss unter diesen Umständen beim Männchen zu einem Umschlag in den weiblichen Typus kommen.

Ich glaube nicht, dass wir Veranlassung haben, der Auffassung von Smith in ihren Einzelheiten zuzustimmen. Wenn die Dinge wirklich so liegen, wie Smith annimmt, so ist nicht zu verstehen, warum die zur Entwicklung gelangende Gonade nicht weiblich ist, wie das der Richtung entsprechen würde, in welcher die somatischen Geschlechtsmerkmale des Inachus-Männchens sich umwandeln, sondern hermaphroditisch. Die von Smith vertretene Auffassung genügt zur Erklärung der Erscheinungen nicht. Wir müssen gestehen, dass wir für die Ausbildung einer hermaphroditischen Gonade im parasitär kastrierten Inachus-Männchen einstweilen keine Deutung finden können, während wir die Umwandlung der somatischen Geschlechtsmerkmale in einheitlichem Sinne auffassen können als eine Annäherung des Männchens an die für beide Geschlechter gemeinsame asexuelle Form, als Folge einer Ausschaltung der männlichen Geschlechtsdrüse.

Obwohl wir nun der Hypothese von Smith in ihren Einzelheiten nicht zustimmen können, so ist sie in unserem Zusammenhang doch von grossem allgemeinem Interesse, und aus diesem Grunde erschien es mir gerechtfertigt, diese Auffassung hier zu Worte kommen zu lassen. Die Annahme, dass über den somatischen Geschlechtsmerkmalen und über den Fortpflanzungszellen eine formative, für das Geschlecht spezifische Substanz steht, dass beide Modifikationen dieser Substanz auch in ein und demselben Individuum vorhanden sein können, wobei die eine latent zu denken wäre, dass ferner die Zerstörung der manifesten Modifikation zu einer Aktivierung der latenten Modifikation führen muss und dass daraus die Umwandlung der

somatischen Geschlechtsmerkmale im Sinne des anderen Geschlechts resultiert — diese Annahme von Smith war die Ahnung des Kommenden, des Programms, das der ganzen Lehre von der Pubertätsdrüse und ihren Wirkungen zugrundeliegt.

Eine dritte Deutung hat Biedl[1]) den Beobachtungen an Inachus zu geben versucht. Er weist darauf hin, dass man das Umschlagen des kastrierten Inachus-Männchens in eine dem Weibchen ähnliche Form als „eine durch die Natur ausgeführte Transplantation der heterosexuellen Keimdrüse“ auffassen kann. Die Sacculina, welche die Krabben infizieren, sollen nach Biedl immer Weibchen sein, und Biedl hält es darum für möglich, dass in Fällen, wo ein Umschlag in den Typus des Weibchens stattfindet, die parasitäre Kastration der Krabbe mit der Einwirkung der weiblichen Geschlechtsdrüse des Parasiten auf den Wirt einhergehe. Das infizierte Männchen würde durch den Parasiten nicht nur kastriert, sondern es würde gleichzeitig auch im Sinne von Steinach feminiert[2]). Das infizierte Weibchen dagegen bekäme mit dem Parasiten Ersatz für das eigene Ovarium, das durch denselben Parasiten zerstört wird. Diese Annahmen von Biedl treffen jedoch nicht zu, da die Rhizocephalen oder Rankenfüssler, zu denen Sacculina gehört, mit vereinzelten Ausnahmen hermaphroditisch sind[3]).

Alle drei hier erörterten Erklärungsversuche enthalten Probleme von grösster allgemeiner Bedeutung. Wir werden später Gelegenheit haben, eingehender auf diese Probleme zurückzukommen.

Die Beobachtungen über die parasitäre Kastration der Krebse, wo bei zahlreichen Arten eine ausgesprochene Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen besteht, lehren uns, dass die völlige Unabhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen bei den Schmetterlingen, auch wenn die dort erörterten Einwände hinfällig sein sollen, innerhalb des Stammes der Arthropoden

[1]) Biedl, Innere Sekretion, 2. Aufl. Berlin-Wien, 1913. Vgl. S. 225.

[2]) Vgl. Kap. VI dieses Buches.

[3]) Vgl. Smith, Rhizocephala. Berlin 1906. S. 19 u. ff., namentlich S. 33.

jedenfalls nur einen Spezialfall darstellt, aus dem keine allgemeinen Schlüsse gezogen werden dürfen.

3. Die parasitäre Kastration von Insekten.

Die bedeutungsvollen Schlüsse, die sich aus den Beobachtungen über die parasitäre Kastration der Krabben ziehen lassen, werden durch weitere Befunde bekräftigt. Eine parasitäre Kastration kommt auch bei anderen Gliederfüsslern vor, und zwar bei einigen Insekten. Bei der parasitären Kastration von Insekten, also innerhalb derselben Klasse, zu welcher die Schmetterlinge gehören, muss mit der Möglichkeit einer gestaltenden Wirkung der Geschlechtsdrüse auf die Geschlechtsmerkmale gerechnet werden. Das gilt vor allem für die Beobachtungen von Giard[1]), der sehr weitgehende Veränderungen beschrieben hat, die bei der parasitären Kastration der Insekten auftreten. Die Infektion findet schon sehr frühzeitig statt, vielleicht schon im Larvenzustand. Bei manchen Arten treten Kastrationsfolgen mehr in die Augen, bei anderen weniger. Es ist zu berücksichtigen, dass der Geschlechtsdimorphismus bei den einzelnen verwandten Arten verschieden stark ausgesprochen ist. Ist aber bei einer Art ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus vorhanden, so geht eine Veränderung der Geschlechtsmerkmale mit einer Zerstörung der Geschlechtsdrüsen parallel. So wird bei den Männchen von Typhlocyba hippocastani der Penis bei den parasitär kastrierten Tieren deutlich verändert. „Le caractère spécifique est ainsi profondément atteint“ [2]), sagt Giard[3]). Weitere Beobachtungen liegen vor von Pérez[4]) an der Erdbiene (Andrena), in der ein anderes kleines Insekt, Stylops, parasitiert. Bei der Erdbiene besteht ein ausgesprochener Geschlechtsdimorphismus.

[1]) Giard, Sur une galle produite chez les Typhlocyba rosae L. par une larve d'Hymenoptère. C. r. Acad. Sc., t. 109. 1889, p. 79. — Sur la castration parasitaire des Typhlocyba par une larve d'Hymenoptère et par une larve de Diptère. C. r. Acad. Sc., t. 109. 1889, p. 708.

[2]) „Somit wird das spezifische Merkmal weitgehend mitgenommen.“

[3]) Kopeć (l. c. Arch. f. Entwickl.-Mechanik, B. 33, 1912, S. 99) will diese Erscheinungen auf die ungünstigen Ernährungsbedingungen zurückführen, in welchen sich die von den Parasiten befallenen Individuen befinden. Diese Möglichkeit darf natürlich nicht ausser acht gelassen werden.

[4]) Die Arbeit war mir im Original nicht zugänglich. Zit. nach Kammerer, l. c. S. 114.

Nach der Kastration werden nun die Geschlechtsmerkmale verändert, indem die normalerweise reichere Zeichnung auf dem Vorderkopf des Männchens einfarbiger wird, während die Zeichnung des Weibchens reicher wird. Das Weibchen büsst auch die Einrichtungen zum Einsammeln des Blütenstaubes ein, die sie an den Hinterbeinen trägt. Auch beim Männchen gehen Veränderungen an den Hinterbeinen vor sich.

Es ist nach alledem sehr wohl möglich, dass die Unabhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von der Geschlechtsdrüse bei den Schmetterlingen auch innerhalb der Klasse der Insekten allein steht. Von einer allgemeinen Unabhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen innerhalb des Stammes der Arthropoden kann auf jeden Fall keine Rede sein.

F. Die Folgen der Kastration bei Würmern.

Eine parasitäre Kastration ist auch bei Regenwürmern beobachtet worden. Beobachtungen über die Folgen der Kastration müssen bei dieser Art umso interessanter sein, als es sich um ein normal-hermaphroditisches Tier handelt. Nach Zerstörung der einen von den beiden Geschlechtsdrüsen müsste die Wirkung der anderen zu einer isolierten Darstellung kommen. Sollas[1]) hat die Folgen der parasitären Kastration bei Lumbricus herculeus beschrieben. Er konnte feststellen, dass hier die männliche Geschlechtsdrüse durch Bakterien zerstört wird. Während die Ovarien normal bleiben, sind die Samenkapseln, in denen normalerweise die Hoden liegen, bei vielen Tieren leer. Bei den infizierten Tieren findet man das Clitellum geschwunden[2]). Auch die Samenblasen fand Sollas bei männlich kastrierten Exemplaren zum Teil verkleinert. Bei denjenigen Tieren, bei welchen die Samenblasen am weitgehendsten

[1]) Sollas, Note on parasitic castration in the earthworn Lumbricus herculeus. Annals and Magazine of Natur. History, Vol. VII, 8. Series, 1911, p. 335.

[2]) Das Clitellum ist in der Nähe der Geschlechtsöffnungen gelegen und besteht aus einer Hautverdickung, die sich auf mehrere Segmente erstreckt. Histologisch handelt es sich um in die Haut eingelagerte Drüsen, die ein klebriges Sekret ausscheiden. Durch dieses Sekret wird den Tieren das Zusammenhalten bei der Kopulation erleichtert. Das Clitellum ist also ein Begattungsorgan.

degeneriert gefunden wurden, waren ausser dem vollständigen Schwund des Clitellums auch Veränderungen am Samenleiter und an den genitalen Borsten nachzuweisen. An manchen Fundplätzen war etwa die Hälfte aller Würmer ohne Clitellum.

Das Clitellum, das eine Brunsterscheinung beim Regenwurm ist, indem es während der Geschlechtsperiode an Mächtigkeit zunimmt, um in den übrigen Monaten abzunehmen, und ebenso andere männliche Geschlechtsmerkmale des Regenwurmes sind somit in ihrer Gestaltung und Erhaltung von der männlichen Geschlechtsdrüse abhängig. Da das Ovarium bei der parasitären Kastration des Regenwurmes unverändert bestehen bleibt, so sagen uns die beschriebenen Befunde, dass die Wirkung der weiblichen Geschlechtsdrüse nicht genügt zur Gestaltung und Erhaltung der männlichen Geschlechtsmerkmale. Die Wirkung der weiblichen und männlichen Geschlechtsdrüse ist also beim Regenwurm verschieden — die Geschlechtsdrüsen wirken geschlechtsspezifisch. Wir werden uns in den folgenden Kapiteln eingehender mit dieser Frage zu beschäftigen haben.

Harms[1]) hat die Befunde von Sollas in Experimenten bestätigt und erweitert. Bei den Lumbriciden lässt sich die Kastration bequem ausführen, da die männlichen bezw. weiblichen Geschlechtsdrüsen in besonderen Segmenten gelegen sind: man schneidet die betreffenden männlichen oder weiblichen Segmente heraus und vernäht die Teilstücke des Tieres. Beim männlich kastrierten Tier schwindet das Clitellum, während es beim weiblich kastrierten Tier bestehen bleibt. Manche Versuchstiere überlebten die Operation bis dreiviertel Jahre.

Die Beobachtungen an Würmern zeigen uns, dass auch hier eine ausgesprochene Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen vorhanden ist. Die Abhängigkeit ist hier für Geschlechtsmerkmale erwiesen, die in engster Beziehung zur sexuellen Funktion stehen.

G. Zusammenfassung.

Das Tatsachenmaterial, über das wir im II. Kapitel berichtet haben, führt uns eine Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von

[1]) Harms, Experimentelle Untersuchungen usw. Vgl. S. 157.

den Geschlechtsdrüsen bei Säugetieren, Vögeln, Amphibien, Arthropoden und Würmern vor Augen. Wenn bei einer Ordnung im Stamme der Arthropoden, wie bei den Schmetterlingen, diese Abhängigkeit nicht nachgewiesen werden konnte, so ist das nur ein Spezialfall, wie namentlich die Beobachtungen über die parasitäre Kastration bei anderen Insekten und bei Krabben wahrscheinlich machen.

Das berichtete Tatsachenmaterial gestattet uns, die Fragen zu beantworten, die wir im I. Kapitel gestellt haben:

1. Es lässt sich mit aller Sicherheit nachweisen, dass die Gestaltung und Erhaltung einer Reihe von Geschlechtsmerkmalen bei Säugetieren, Vögeln, Amphibien, Würmern und Arthropoden von den Geschlechtsdrüsen abhängig ist. Wir können diese Geschlechtsmerkmale als „sekundär“, im genetischen Sinne des Wortes, gegenüber den Geschlechtsdrüsen auffassen.

2. Die gestaltende und erhaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen erstreckt sich nicht auf alle Geschlechtsmerkmale. Nur ein Teil der Geschlechtsmerkmale kann somit als sekundär im genetischen Sinne bezeichnet werden.

3. Die gestaltende und erhaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen erstreckt sich nicht allein auf Geschlechtsmerkmale, die zur sexuellen Funktion in Beziehung stehen, wie die Begattungsorgane, Brunsterscheinungen und psycho-sexuellen Reflexe, sondern auch auf Geschlechtsmerkmale, die in keiner Beziehung zur sexuellen Funktion zu stehen scheinen, wie das Federkleid, die Körperform usw. — Die gestaltende und erhaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen kann sich sogar auf Merkmale des Organismus erstrecken, die geschlechtlich vielleicht nicht verschieden, also

nicht Geschlechtsmerkmerkmale sind, z. B. auf die Drüsen mit innerer Sekretion.

4. *a)* Durch die Kastration wird der sexuell differente Typus, d. h. das Männchen oder das Weibchen, seiner Geschlechtsmerkmale entkleidet, er wird einer sexuell indifferenten, für beide Geschlechter gemeinsamen, gleichsam asexuellen Form zugeführt. Je später jedoch die Kastration vorgenommen wird, desto mehr bleibt dem Kastraten von seinen Geschlechtsmerkmalen erhalten.

b) Es ist wahrscheinlich, dass das Soma eine asexuelle Embryonalform darstellt, welche erst durch die zur Differenzierung gelangende Geschlechtsdrüse in männlicher oder weiblicher Richtung gestaltet wird. Mit anderen Worten: die Geschlechtsmerkmale, deren Gestaltung und Erhaltung von den Geschlechtsdrüsen abhängig ist, werden zu Geschlechtsmerkmalen erst unter dem Einfluss der Geschlechtsdrüsen. Dagegen sind die Geschlechtsmerkmale, die unabhängig von den gestaltenden und erhaltenden Wirkungen der Geschlechtsdrüsen bestehen, augenscheinlich zur Entwicklung gelangte Merkmale der für beide Geschlechter gemeinsamen asexuellen Embryonalform. Diese Merkmale werden aber zu Geschlechtsmerkmalen, weil bei dem anderen Geschlecht dieselben Merkmale unter dem Einfluss der Geschlechtsdrüse eine Abänderung erfahren, wie das z. B. für das Federkleid und die Sporen des Hahnes gilt. Die von den Geschlechtsdrüsen unabhängigen Geschlechtsmerkmale dürfen nicht mit den scheinbar unabhängigen verwechselt werden, die nach der Kastration nur erhalten bleiben, weil die gestaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen

schon vorausgegangen war und weil die Geschlechtsdrüsen Zeit hatten, Geschlechtsmerkmale an der asexuellen Embryonalform zu fixieren.

Die ersten drei Sätze und der erste Teil des vierten Satzes fassen tatsächliche Ergebnisse zusammen, während im zweiten Teil des vierten Satzes hypothetische Elemente enthalten sind. Wir werden in späteren Kapiteln den zweiten Teil des vierten Satzes eingehender zu begründen haben.

III. Kapitel.

Die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen.

„Isolierte Tatsachen gibt es nur infolge der Beschränktheit unserer Sinne und unserer intellektuellen Mittel. Instinktiv und unwillkürlich spinnen die Gedanken eine Beobachtung fort, indem sie die Tatsache in Bezug auf ihre Teile, oder ihre Folgen, oder ihre Bedingungen ergänzen."

Ernst Mach.

Nachdem wir festgestellt haben, dass die Geschlechtsdrüsen eine gestaltende und erhaltende Wirkung auf die Geschlechtsmerkmale ausüben, wird es nunmehr unsere Aufgabe sein, in den Mechanismus dieser Wirkung tiefer einzudringen.

Mit Bezug auf den Mechanismus der gestaltenden und erhaltenden Wirkung der Geschlechtsdrüse müssen zwei Möglichkeiten in Betracht gezogen werden: eine reflektorische Wirkung und eine Wirkung durch innere Sekretion. Transplantationsversuche und Injektionsversuche sind an Säugetieren, Vögeln und Amphibien ausgeführt worden, um diese Frage zu entscheiden. Sie ist in dem Sinne entschieden worden, dass die Geschlechtsdrüsen ihre Wirkung durch eine innere Sekretion ausüben. Die Beweise hierfür werden wir in den zwei folgenden Abschnitten dieses Kapitels behandeln.

Bevor wir uns jedoch einer Betrachtung dieser Beweise zuwenden, wollen wir in aller Kürze unseren Standpunkt in der Frage präzisieren, was wir unter „innerer Sekretion" zu verstehen haben. Die Abgrenzung besonderer Organe mit „innerer Sekretion" ist mehr oder weniger willkürlich. Alle Zellen und Organe des Metazoenkörpers stehen in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis. Alle Zellen und Organe scheiden Stoffwechselprodukte in die Lymphe und in das Blut aus, wobei diese Stoffe für die Organe, in welchen sie gebildet werden, sowohl spezifisch als nichtspezifisch sind. Die

von den Organen sezernierten Stoffe sind nicht gleichgiltig für den Stoffwechsel der anderen Zellen und Organe. Nehmen wir zunächst den Fall eines Stoffwechselproduktes vor, dem jeder Charakter der Organ-Spezifität abgeht, ein Stoffwechselprodukt, das von sämtlichen Zellen sezerniert wird: die Kohlensäure. Die Menge der Kohlensäure, die im Blute zirkuliert, bestimmt die Tätigkeit des Respirationszentrums in der Medulla oblongata. Dieses ist in seiner Tätigkeit von der im Blute kreisenden Kohlensäure abhängig, und jede einzelne Zelle des Metazoenkörpers wirkt durch die von ihr sezernierte Kohlensäure, durch ihr „inneres Sekret", auf das respiratorische Zentrum in der Medulla oblongata. Mit Bezug auf die Wirkung, welche die Kohlensäure (oder die Wassertoffjonen) auf das Atmungsorgan ausübt, ist sie ein ganz spezifisches Produkt der inneren Sekretion. Das ist es vor allem, was uns zur Aufstellung des Begriffes von Organen mit innerer Sekretion die Handhabe gibt: dass durch Stoffe, die von den Organen in das Blut gelangen, ganz bestimmte, d. h. spezifische Wirkungen im Organismus, sowohl auf einzelne Organe als auf den gesamten Stoffwechsel, ausgeübt werden. Wenn aber das Kennzeichen eines Organs mit innerer Sekretion nicht irgend ein spezifisches Sekret sein soll, sondern eine spezifische physiologische Wirkung, die durch ein an den Kreislauf abgegebenes Sekret vermittelt wird, gleichgiltig, ob dieses Sekret spezifischer oder nichtspezifischer Natur ist, dann müssten wir sämtliche Organe als solche mit innerer Sekretion betrachten. Denn eine innersekretorische Wirkung in diesem Sinne wird ja von allen Organen neben ihren anderen Funktionen ausgeübt. Solange wir allein die spezifische Wirkung im Auge haben, ist es somit nicht möglich, eine besondere Gruppe von Organen als Organe mit innerer Sekretion abzugrenzen. Nun gibt es aber einige Organe, von denen wir keine andere Funktion kennen, als dass sie durch spezifische Stoffe, die sie an den Kreislauf abgeben, spezifische Wirkungen im Organismus ausüben. Diese Organe können wir in ihrer besonderen Bedeutung für den Organismus nur abschätzen, wenn wir den spezifischen Einfluss in Betracht ziehen, den sie durch ihre spezifischen Stoffwechselprodukte ausüben, welche sie an den Kreislauf abgeben. Durch

andere Wirkungen könnten wir Organe wie die Schilddrüse, die Hypophyse, die Epithelkörperchen u. a. überhaupt nicht charakterisieren. Die spezifische Wirkung, ausgeübt durch spezifische Stoffwechselprodukte, die in den Kreislauf gelangen, als einzige Funktion eines Organs, gibt die Grundlage und die Berechtigung für die Abgrenzung einer besonderen Gruppe von Organen mit innerer Sekretion[1]).

Halten wir uns an diese Definition, so ist es zulässig, auch die spezifischen Wirkungen aller anderen Organe, soweit sie durch spezifische an das Blut abgegebene Stoffe vermittelt werden, als innersekretorische Wirkungen zu bezeichnen. In diesem Sinne werden wir hier von den innersekretorischen Wirkungen der Geschlechtsdrüsen sprechen, bis wir im V. und VI. Kapitel zeigen werden, dass die innersekretorischen Wirkungen, die man den Geschlechtsdrüsen zuschreibt, die spezifischen Wirkungen besonderer Organe mit innerer Sekretion, spezifische Wirkungen der Pubertätsdrüsen sind. Wir dürfen aber niemals vergessen, dass alle Forschung über die innere Sekretion der Organe nichts anderes ist, als eine biochemische Vertiefung unserer Kenntnis über die gegenseitigen Beziehungen der Organe. Wie wir schon einmal hervorgehoben haben (vgl. S. 22): die Lehre von der inneren Sekretion ist in letzter Linie nur ein anderes Wort für Biochemie.

A. Die Transplantation von Geschlechtsdrüsen.

Den ersten Versuch einer Transplantation von Geschlechtsdrüsen hat Berthold[2]) an Hähnen im Alter von zwei bis drei Monaten ausgeführt. Er schnitt bei zwei Hähnen die Hoden heraus und liess die Hoden des einen Tieres in der Bauchhöhle des-

[1]) Vgl. über den Begriff der inneren Sekretion: Bayliss und Starling Die chemische Koordination der Funktionen des Körpers. Ergebnisse der Physiologie. Bd. V., S. 670. — Gley, Les sécrétions internes. Paris 1914. — Caullery, Les problèmes de la sexualité. Paris 1913. S. 115 u. ff. — Vgl. auch Lipschütz, Zur allgemeinen Physiologie des Wachstums. Zeitschrift für allgemeine Physiologie. B. XVII, 1917. Abschnitt VIII. — Ferner meine Besprechung des Buches von Gley in der Zeitschr. f. allgem. Physiol. B. XVII, 1917.

[2]) Berthold, Transplantation der Hoden. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Physiolog. Abtlg. 1849, S. 42.

selben liegen (Autotransplantation[1]), während er die Hoden des zweiten in die Bauchhöhle eines anderen kastrierten Hahnes versenkte (Homoiotransplantation). Die in die Bauchhöhle versenkten Hoden heilten an der normalen oder an einer neuen Stelle an, namentlich am Darme. Die so behandelten Tiere verhielten sich wie normale Hähne. Zwei Monate später wurde bei einem der Tiere der angeheilte Hoden wieder entfernt; gleichzeitig wurden ihm Kamm und Bartlappen abgeschnitten. Dieses Tier verhielt sich von nun an wie ein Kapaun: Kamm und Bartlappen regenerierten nicht, das Tier krähte nicht, sondern liess nur den Kapaunenton erschallen, zeigte kein sexuelles Interesse und kämpfte nicht mehr. Zwei anderen Hähnen, die ebenfalls vor zwei Monaten kastriert wurden und denen Hoden von ihren Artgenossen in die Bauchhöhle versenkt wurden, entfernte Berthold an demselben Tage wie dem zuerst erwähnten Tier Kamm und Bartlappen, liess aber die Hoden in der Bauchhöhle. Im Laufe der nächsten drei Monate regenerierten bei diesen Tieren Kamm und Bartlappen, und die Tiere verhielten sich auch fernerhin wie normale Hähne. Bei der Sektion dieser Tiere, die fünf Monate nach der Transplantation ausgeführt wurde, fand Berthold den Hoden am Dickdarm angeheilt. In den transplantierten Hoden waren auch Samenzellen vorhanden.

Berthold, der seine Versuche vor bald 70 Jahren ausgeführt hat, zog aus ihnen schon damals dieselben Schlüsse, die spätere Untersucher aus Transplantationsversuchen gezogen haben: „dass die die sexuelle Reife charakterisierenden Merkmale bedingt werden durch das produktive Verhältnis der Hoden, d. h. durch die Ein-

[1]) Man findet in der Literatur die verschiedensten Ausdrücke für die einzelnen Formen der Transplantation. Ich halte die folgenden Bezeichnungen für zweckmässig:

Autotransplantation — Verpflanzung an eine andere Stelle im Körper desselben Tieres.

Homoiotransplantation — Verpflanzung in den Körper eines anderen Tieres derselben Art.

Heterotransplantation — Verpflanzung in den Körper eines Tieres einer anderen Art.

Wie ich bei der Korrektur sehe, hat unterdes Unterberger (Zitat auf S. 103) einen gleichlautenden Vorschlag gemacht.

wirkung auf das Blut, und dann durch die entsprechende Einwirkung des Blutes auf den allgemeinen Organismus überhaupt, wovon allerdings das Nervensystem einen sehr wesentlichen Teil ausmacht.“ Die ganze Lehre von der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen ist in diesem Satze im Keime enthalten [1]). Es ist von grossem Interesse, dass die Versuche von Berthold ganz vergessen wurden: sie standen in der Physiologie zu lange isoliert da, man fand nicht den Zusammenhang mit anderen, ähnlichen Erscheinungen, sie konnten darum nicht wirken und mussten vergessen werden.

Beinahe 50 Jahre nach Berthold hat Foges [2]) neue Transplantationsversuche an Hähnen ausgeführt. In zwei Fällen gelang es, die Hoden vollständig zu entfernen und sie an einer anderen Stelle in der Bauchhöhle zur Anheilung zu bringen. Die Tiere wiesen nach Foges nicht alle Zeichen eines normalen Hahnes auf, sondern sie standen in der Mitte zwischen einem Hahn und einem Kapaun: Kamm und Läppchen waren klein und blass; es bestand ein vermehrter Fettansatz; dagegen waren die Sporen gut entwickelt, und das Federkleid entsprach mehr demjenigen eines Hahnes. Foges schloss aus seinen Befunden, dass der Hoden durch innere Sekretion wirkt, dass aber dem operierten Tiere die Merkmale eines Hahnes nicht voll erhalten bleiben, wenn die transplantierten Hodenstücke an Grösse hinter normalen Hoden zu weit zurückstehen. Im Sinne unserer heutigen Kenntnis über die Folgen der Kastration beim Hahn wird man jedoch das Ergebnis der Autotransplantationsversuche von Foges nur so deuten können, dass seine zwei Versuchstiere zu Kapaunen wurden. Eine dauerhafte Transplantation von einem Tier auf ein anderes gelang Foges nicht.

Von neueren Versuchen sind diejenigen von Pézard [3]) zu erwähnen. Zwei Hähne im Alter von fünf Monaten wurden kastriert.

---

[1]) Die Lektüre der Arbeit von Berthold wird jedem, der sich für das Thema der inneren Sekretion interessiert, einen wahren Genuss bereiten.

[2]) Foges, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Pflügers Archiv, B. 93, 1902.

[3]) Pézard, Sur la détermination des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés. C. r. Acad. d. Sc., t. 154, 1912, p. 1183. — Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. Paris 1918. Vgl. S. 91—98.

Wie Pézard besonders hervorhebt, war die Kastration eine vollständige. Die isolierten Hoden wurden in kleine Stücke geschnitten und in der Bauchhöhle desselben Tieres verteilt. Kamm und Bartlappen wurden von Zeit zu Zeit gemessen, das Verhalten der sexuellen Instinkte, der Kampfeslust und der Stimme verfolgt. Zunächst zeigte sich ein Einfluss der Kastration, indem bei den operierten Tieren im Gegensatz zum normalen Kontrolltier eine Rückbildung des Kammes begann und die Tiere keine sexuellen Instinkte aufwiesen und nicht krähten, während beim Kontrolltier unterdes die sexuellen Instinkte aufgetreten waren. Aber schon einen Monat nach der Operation unterschieden sich die Transplantationstiere in ihrem Verhalten nicht vom normalen Kontrolltier. Auch Kamm und Bartlappen waren jetzt normal. Die Beobachtung der Tiere wurde noch weitere zwei Monate fortgesetzt, ohne dass sich Abweichungen gegenüber dem normalen Tier gezeigt hatten.

Beim Kastrationsversuch am Hahn läuft man stets Gefahr, dass ein Teil des Hodens in der Bauchhöhle zurückbleibt und in den weiteren Verlauf des Versuches hineinspielt. Viel leichter als beim Hahn lassen sich die Hoden beim Säugetier entfernen, und darum haben namentlich die Hodentransplantationen an Säugetieren eine Entscheidung in der Frage gebracht, ob ein transplantierter Hoden genau so wirke wie das Organ, das sich an normaler Stelle befindet. Die Versuche, die von zahlreichen Autoren an Hunden, Kaninchen und Ratten ausgeführt wurden, sind allerdings nicht immer von Erfolg gekrönt gewesen. Die transplantierten Hoden, auch wenn sie von demselben Tiere stammen (Autotransplantation), heilen nicht immer an[1]). Wir beschränken uns im Folgenden darauf, über das Ergebnis der jüngsten Transplantationsversuche zu berichten, die Steinach[2]) ausgeführt hat.

Steinach operierte im Ganzen 46 Ratten im Alter von 3—6 Wochen, bei denen die Autotransplantation ausgeführt wurde. Wie sich bei der Relaparotomie oder der Obduktion, über die wir unten

[1]) Vgl. Biedl, l. c. S. 282—284.

[2]) Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtscharaktere. Zentralbl. f. Physiologie, B. 24, 1910, III. Kapitel.

eingehender berichten werden, ergab, waren die Hoden bei 36 Tieren gut angeheilt und bis über 3/4 Jahre in einem funktionstüchtigen Zustand geblieben. Das Operationsverfahren, dem Steinach folgte, gestattete eine hinreichende Ernährung des Transplantats. Nur darauf beruht es wohl, dass in fast 82 % der Operationen die transplantierten Hoden auf der fremden Unterlage anheilten, lebensfähig blieben und wuchsen. Es wurden stets beide Hoden transplantiert und stets das ganze Organ. Die zu verpflanzenden Hoden wurden zunächst in Verbindung mit dem Samenstrang belassen und in verschiedener Entfernung vom Becken an das Peritoneum oder an die Bauchmuskulatur geheftet. Nach mehreren Tagen, wenn das bis dahin normal ernährte Organ am neuen Orte angeheilt und vaskularisiert ist, wird die Verbindung mit dem Samenstrang getrennt. Solche Transplantate können für das ganze Leben des Tieres halten[1]).

Das allgemeine Ergebnis der Versuche lässt sich dahin zusammenfassen, dass die Tiere, bei denen eine Transplantation der Hoden vorgenommen wurde und bei denen die Hoden auf der neuen Unterlage anheilten, sich somatisch und funktionell zur Männlichkeit entwickelten, während diejenigen Tiere, bei denen die Hoden nicht anheilten, echte Kastraten blieben. Wir haben früher gesehen, dass Prostata, Samenblasen und Penis beim Frühkastraten nicht zur Entwicklung gelangen: beim ausgewachsenen Frühkastraten haben Prostata, Samenblasen und Penis Grösse und Gestalt wie bei einem Tier im Alter von wenigen Wochen (vgl. Abb. 11 u. 12 auf S. 26 u. 27). Dagegen gelangen Prostata, Samenblasen und Penis bei Tieren, bei denen in früher Jugend eine Transplantation vorgenommen wurde und bei denen die Hoden auf der fremden Unterlage anheilten, in derselben Weise zur Ausbildung wie bei normalen Tieren (Abb. 46). Prostata und Samenblase sind bei ihnen mächtig entwickelt und mit Sekret gefüllt. Der Penis ist gross und normal gestaltet. Die Gestaltung des Penis ist

[1]) Vgl. die Beschreibung der Operation bei Steinach, Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung. Arch. f. Entwicklungs-Mechanik, B. 42, 1916, Anmerkung auf Seite 312.

bei der Ratte so charakteristisch, dass man nach Steinach allein durch die Beobachtung des Penis ein sicheres Urteil darüber gewinnen kann, ob das Transplantat angeheilt und zur Wirkung gelangt ist.

Sämtliche 44 Tiere wurden teils relaparotomiert, teils obduziert, um die Beziehung zwischen der Erhaltung und dem Wachstum des Transplantats auf der einen, der Entwicklung der Geschlechtsmerk-

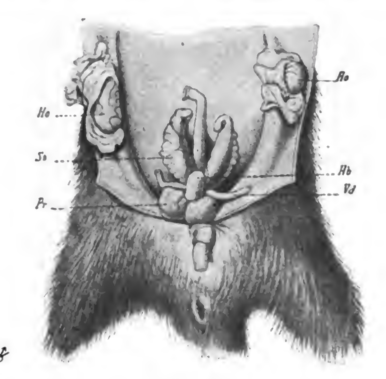


Abb. 46.

Rattenmännchen, 8 Monate alt, bei dem im Alter von 1 Monat die Autotransplantation ausgeführt wurde. Vgl. hierzu Abb. 11, 12 u. 13. Prostata, Samenblasen und Penis sind wie bei einem normalen gleichaltrigen Tier entwickelt. Nach Steinach.

male auf der anderen Seite zu untersuchen. Steinach macht folgende Angaben über das Ergebnis dieser Untersuchung:

Bei 27 Tieren waren beide oder ein Hoden auf der Muskulatur angeheilt. Die Hoden haben an Grösse zugenommen, sie sind jedoch alle kleiner als bei gleichaltrigen normalen Tieren. Bei diesen Tieren haben Prostata, Samenblasen und Penis die normale Grösse erreicht.

Bei 9 Tieren waren die Hoden geschrumpft. Prostata und Samenblasen waren auch bei diesen Tieren gewachsen, ohne aber die normale Grösse zu erreichen. Der Penis dagegen ist voll ausgebildet.

Bei 8 Tieren waren nur noch Reste von Hoden erhalten, die anscheinend degeneriert sind. Bei diesen Tieren sind Prostata, Samenblasen und Penis auf derselben Stufe der Entwicklung stehen geblieben, auf der sie sich zur Zeit der Operation befanden.

Aus diesen Befunden wäre zu schliessen, dass die Entwicklung zur Männlichkeit umso ausgesprochener ist, je grösser die Menge Hodensubstanz, die im wachsenden Organismus zur Wirksamkeit gelangt. Durch die Befunde von Steinach an Ratten wird somit die Annahme bestätigt, die schon auf Grund der Beobachtungen am Hahn gemacht wurde (vgl. S. 53).

Wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, tritt auch bei Kastraten zur Pubertätszeit eine schwache sexuelle Neigung auf. Sie erkennen das brünstige Weibchen, beriechen und verfolgen es, sie spielen und werben eine kurze Weile. Aber es fehlt ihnen die Heftigkeit und die Ausdauer in den Beziehungen zum Weibchen und es fehlt gänzlich die sexuelle Betätigung, die Erektion und die Begattung. Ganz anders ist das psycho-sexuelle Verhalten von Tieren, bei denen eine erfolgreiche Hodentransplantation vorgenommen wurde. Der Geschlechtstrieb erwacht bei ihnen zur normalen Zeit. Sie jagen das brünstige Weibchen genau so stürmisch, wie es ein normales Männchen tut, haben normale Potenz und wiederholen den Coitus so ungestüm und masslos wie dieses. Auch Ejakulation ist vorhanden. Im Ejakulat sind natürlich keine Samenzellen zu finden, es besteht aus dem Sekret der Prostata und der Samenblasen. Nach Steinach ist der Geschlechtstrieb bei den Transplantationstieren oft sogar von übernormaler Intensität. Die Wirkung der transplantierten Hoden konnte bei manchen Tieren jahrelang unverändert beobachtet werden.

Die Tatsache, dass diejenigen Tiere, bei denen das Transplantat auf der fremden Unterlage anheilt, sich somatisch und funktionell zur vollen Männlichkeit entwickeln, macht es wahrscheinlich, dass die gestaltende Wirkung der männlichen Geschlechtsdrüsen nicht vermittelt wird durch einen von den Geschlechtsdrüsen ausgehenden nervösen Reflex, nicht durch nervöse Impulse von den Geschlechtsdrüsen,

sondern durch innere Sekretion. Einen hier möglichen Einwand werden wir später zu entkräften haben [1]).

Die Hodentransplantation ist auch beim Menschen ausgeführt worden. Es handelt sich um einen Patienten, den Lichtenstern [2]) beschrieben hat und den wir bei der Besprechung der Folgen der Kastration beim Menschen schon erwähnt haben (Vgl. S. 12). Dem 29jährigen Soldaten wurden beide Hoden infolge einer Verwundung schwer beschädigt und sie mussten ihm am nächsten Tage entfernt werden. Seine Libido war stark herabgesetzt, wenn er auch in den ersten 14 Tagen noch zwei Mal leichte Erektionen bei erotischen Gesprächen seiner Nachbarn im Spital hatte. Als er 3½ Wochen nach der Verletzung zur Beobachtung kam, zeigte er den ausgesprochenen Typus des Kastraten. Der Fettansatz hatte zugenommen, namentlich am Halse. Die Barthaare, besonders der Schnurrbart, waren fast ganz ausgefallen. Auch die Behaarung des Körpers hatte abgenommen, am auffallendsten an der Linea alba, die fast haarlos wurde. Die Schamhaare waren auf diese Weise horizontal nach oben abgegrenzt, wie das dem Kastratentypus entspricht. Die Prostata war augenscheinlich nicht verändert, wie wiederholt vorgenommene Untersuchungen ergaben. Der Patient zeigte eine gewisse Gleichgiltigkeit gegenüber der Aussenwelt, war teilnahmslos gegenüber seinen Kameraden und allen Vorgängen im Krankenzimmer und zeigte kein Interesse für die Kriegsereignisse. Auf eine Anfrage gab er an, gar keine Libido und keine Erektionen mehr zu haben. Während der sechs Wochen, die er vor der Operation im Spital verbrachte, hatte er kein einziges Mal Erektion gehabt. Die Libido konnte auch nicht absichtlich durch geeignete Massnahmen wachgerufen werden. Der Kranke sass gewöhnlich vor seinem Bett oder am Fenster, ass sehr reichlich, schlief viel und befasste sich mit nichts. 2½ Monate nach der Verwundung und Kastration wurde die Hodentransplantation ausgeführt. Es wurde der Hoden eines 40jährigen Mannes benutzt, der an einer linksseitigen kongenitalen

[1]) Vgl. Seite 105 u. ff.

[2]) Lichtenstern, Mit Erfolg ausgeführte Hodentransplantation am Menschen. Münchener Med. Wochenschr. 1916, Nr. 19.

Hernie mit häufigen schmerzhaften Einklemmungen des kryptorchen Hodens litt. Da es bei diesem Patienten nicht möglich war, den kryptorchen Hoden herunterzuziehen, musste der Hoden entfernt werden. Nachdem eine genaue klinische und serologische Untersuchung des zweiten Patienten ergeben hatte, dass keine Lues vorlag, wurde beschlossen, den Leistenhoden auf den Kastraten zu transplantieren, in der Absicht, die fortschreitenden Ausfallserscheinungen zum Stillstand zu bringen oder rückgängig zu machen. Auf Anregung von Steinach folgte Lichtenstern den Regeln der Operation, die sich für die Transplantation bei Ratten bewährt hatten. Im einzelnen verfuhr Lichtenstern in folgender Weise. Zunächst wurde der Patient mit der Hernie so weit operiert, dass die Hernie nach Bassini geschlossen und der Leistenhoden im Zusammenhang mit seinen Gefässen isoliert war, um rasch abgetragen werden zu können. Nun wurde dem anderen Patienten in der Inguinalgegend ein Hautschnitt wie zu einer Herniotomie gemacht. Darauf wurde der Leistenhoden abgetragen und in die Hautwunde des Kastraten gelegt, damit er unter günstigen Bedingungen bleibe, bis der Patient mit der Hernie zu Ende operiert wurde. Dann wurde von dem exstirpierten Hoden der Nebenhoden entfernt und der Hoden in zwei Hälften geschnitten. „Nach Freilegung und Spaltung der Faszie des Obliquus externus wurde der Muskel an einer kronenstückgrossen Stelle durch zarte Skarifikationen wund gemacht und die eine Hodenhälfte mit der Wundfläche auf diese Muskelstelle aufgesetzt. Durch zarte Katgutnähte, die die Albuginea rings an den Muskel fixierten, und eine Naht, die seitlich den Muskel fasste, dann durch die Kuppe des Hodens ging und wieder einen Teil des Muskels fasste und über der Spitze des Hodens zart geknüpft wurde, war ein inniger Kontakt zwischen Hodenwundfläche und dem skarifizierten Muskel hergestellt. Die Faszie wurde nicht genäht, um jeden, die Ernährung des Transplantats störenden Druck auf den Hoden zu vermeiden. Die Hautwunde wurde durch Naht vollkommen geschlossen. Dieselbe Operation wurde auf der anderen Seite mit der anderen Hodenhälfte ausgeführt.“ Der weitere Verlauf war reaktionslos. Um die Ernährung des Transplantats besser zu gestalten,

wurden in den ersten 24 Stunden nach der Operation heisse Tücher auf den Verband gelegt, wodurch eine Hyperämie hervorgerufen werden sollte. Die ersten Erfolge der Transplantation zeigten sich schon 7 Tage nach der Operation. Der Kranke beobachtete am Morgen vor dem Urinieren eine leichte Erektion. Die Erektionen wiederholten sich mit vermehrter Intensität in den nächsten Tagen und traten sowohl bei Tag als bei Nacht auf. „Zehn Tage nach der Operation stand der Kranke auf. 14 Tage nach derselben gab er freudig erregt an, dass seine Libido wieder da sei, dass er sich ungemein frisch und wohl fühle; er hatte erotische Träume mit kräftigen Erektionen. Das Beisammensein mit weiblichen Individuen löste Libido wie Erektionen aus." Um festzustellen, „ob ein Coitus ausführbar sei, wurde dem Kranken, vier Wochen nach dem Eingriff, ein Urlaub in seine Heimat (er ist Bauer in einem kleinen Orte) gegeben. Nach seiner Rückkehr (nach 3 Wochen) gab er an, sich geschlechtlich sehr kräftig zu fühlen, einige Male koitiert zu haben, dabei eine Ejakulation einer geringen Menge grauen Schleims mit normaler Empfindung gehabt zu haben". Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass sein Ejakulat, etwa 3 bis 4 Tropfen, aus reinem Prostatasekret besteht. Auch die Intelligenz des Patienten nahm zu und er bekam einen frischen Gesichtsausdruck. Der Fettansatz am Halse war im Schwinden begriffen, der Bartwuchs zeigte eine deutliche Zunahme. Als die Veröffentlichung dieses Falles erfolgte, waren 9 Monate seit der Operation verstrichen. Alle körperlichen und psychischen Merkmale der Kastration waren rückgängig geworden. Das Geschlechtsleben des Mannes war normal, und er hatte die Absicht, zu heiraten. Eine weitere Mitteilung[1]) über diesen Fall erfolgte $2^1/_2$ Jahre nach der Transplantation. Der körperliche und psychische Zustand des Mannes war normal. 15 Monate nach der Operation hat er geheiratet. Er lebt seither zufrieden in ehelicher Gemeinschaft und besorgt wieder in strenger Arbeit seine Landwirtschaft. In einem Vortrag in der Gesellschaft der Aerzte in Wien vom 25. Oktober 1918

[1]) Vgl. die Angaben in der Arbeit von Steinach und Lichtenstern, Umstimmung der Homosexualität durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Münch. medizin. Wochenschr. 1918, Nr. 6.

berichtete Lichtenstern[1]) über denselben Patienten, dass der Erfolg der Hodentransplantation bei ihm auch jetzt noch, also drei Jahre nach der Operation, in unverändertem Masse anhält. Lichtenstern spricht von einem „Dauererfolg" der Hodentransplantation.

Einen ähnlichen Fall hat Lepinasse operiert[2]). Einem Manne, der durch Trauma beide Hoden eingebüsst hatte, wurden Hodenstückchen in die Musculi recti implantiert. Die geschlechtliche Funktion kehrte zurück und blieb während einer zwei Jahre fortgesetzten Beobachtung bestehen.

Lichtenstern hat auch einen Fall operiert, bei welchem die Folgen der Kastration jahrelang bestanden hatten. Nach den Angaben von Lichtenstern, die er vier Wochen nach der Operation gemacht hat, konnten auch bei diesem Patienten die Folgen der Kastration durch die Implantation eines Hodens rückgängig gemacht werden. Es handelte sich um einen 32-jährigen Patienten, dem vor zehn Jahren beide Hoden wegen Tuberkulose entfernt wurden. Der bis dahin kräftige und normal behaarte Mann verlor seine männlichen Sexuszeichen, die Libido und die potentia coeundi. Auch die Psyche des Mannes veränderte sich; er lebte in einem dauernden Depressivstadium und hatte jede Lebenslust verloren. Dem Patienten wurde ein Hoden implantiert, und schon acht Tage nach der Operation stellten sich Erektionen ein. In der dritten Woche konnte der erste Coitus in normaler Weise ausgeführt werden; der Coitus wurde in der letzten Woche öfters wiederholt. An der Linea alba und an der Innenseite der Oberschenkel ist ein kräftiges Wachstum der Haare zu beobachten[3]).

Eine Autotransplantation von Hoden hat Stocker[4]) bei einem 30jährigen Manne vorgenommen. Es handelte sich um einen Fall von Tuberkulose, bei dem ein Jahr vorher der Hoden auf der linken Seite entfernt wurde und jetzt der rechte Hoden entfernt werden

[1]) Vgl. Offizielles Protokoll der Gesellschaft der Aerzte in Wien. Wiener klinische Wochenschrift 1918. No. 45, S. 1217.

[2]) Zit. nach Lichtenstern, l. c. Münch. Med. Wochenschr. 1916. No. 19.

[3]) Lichtenstern, l. c. Wiener klinische Wochenschrift 1918. No. 45, S. 1217.

[4]) S. Stocker jun., Ueber die Reimplantation der Keimdrüsen beim Menschen. Correspondenzblatt für Schweizer Aerzte 1916, Nr. 7.

musste. Aus dem gesunden Teil des exstirpierten Hodens wurde eine Scheibe herausgeschnitten und in das bluttrocken gemachte Bett des Scrotums gelegt. Bei der ein Jahr nach der Operation vorgenommenen Untersuchung fühlte sich das implantierte Hodenstück so gross an wie bei der Transplantation. Nach den Angaben des Mannes war seine Libido normal, seine Erektionen so stark wie vorher. Er fühlte sich seit der Operation sehr gesund.

Die bisher am Menschen ausgeführten Hodentransplantationen bestätigen somit vollkommen die Befunde, die am Säugetier erhoben wurden.

Auch Transplantationsversuche mit Ovarien liegen in grosser Anzahl vor. Erfolgreiche Autotransplantationen sind im Laufe der letzten zwanzig Jahre von einer ganzen Anzahl von Autoren beim Säugetier ausgeführt worden. Durch Verpflanzung des Ovariums an eine andere Stelle werden die Folgen der Kastration, wie die Atrophie des Uterus und der Tuben, aufgehalten (Abb. 47). Auch die Homoiotransplantation, d. h. die Implantation von Ovarien eines anderen Tieres derselben Art in den Organismus des kastrierten Weibchens, ist mit Erfolg ausgeführt worden. Ebenso ist die Heterotransplantation, d. h. die Implantation von artfremden Ovarien, erfolgreich gewesen. Bucura[1]) hat gefunden, dass kastrierte Häsinnen niemals den Bock zulassen, dass dagegen bei Häsinnen, denen Kaninchenovarien oder Meerschweinchenovarien implantiert wurden, der Geschlechtstrieb erhalten blieb: die Tiere liessen den Bock zu. Auch beim Menschen ist die Ovarientransplantation in einer grossen Anzahl von Fällen in den letzten zwanzig Jahren vorgenommen worden[2]). Man kann auf diese Weise die Kastrationsatrophie des Uterus aufhalten. Die Menstruation bleibt erhalten oder kehrt wieder, wenn sie infolge der Kastration geschwunden war. Ueber zwei erfolgreiche Ovarientransplantationen beim Menschen berichtet in jüngster Zeit wieder Stocker (l. c.). Das praktisch wichtige Moment

[1]) Bucura, Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Wien und Leipzig, 1913. Vgl. S. 22.

[2]) Vgl. Biedl, l. c. S. 280—282, namentlich aber Unterberger, Die Transplantation der Ovarien. Archiv f. Gynäkologie, B. 110, 1918.

in den Fällen von Stocker ist, dass es sich hier, wie schon in seinem oben beschriebenen Fall einer Hodentransplantation, um eine Reimplantation von gesunden Anteilen der exstirpierten Ge-



Abb. 47.

Querschnitt durch den Uterus einer Ratte, bei der eine Autotransplantation der Ovarien ausgeführt wurde. Vgl. hierzu Abb. 14 u. 15. Das transplantierte Ovarium hat die Kastrationsfolgen am Uterus aufgehalten. Nach Marshall und Jolly.

schlechtsdrüse handelt. Stocker fixierte eine gesunde Ovarialscheibe in einer Peritonealfalte. In einem von Stocker operierten Fall wurde drei Jahre nach der Transplantation eine Laparotomie wegen

eines Dickdarmtumors ausgeführt, und bei dieser Gelegenheit konnte festgestellt werden, dass das implantierte Stück in seiner ursprünglichen Grösse erhalten war. Zu Ausfallserscheinungen kam es in den Fällen von Stocker nicht. Ueber eine grössere Anzahl von ähnlichen Fällen hat vor kurzem Unterberger (l. c.) berichtet.

Die Frage der Hodentransplantationen beim Frosch hat Nussbaum[1]) sehr eingehend experimentell untersucht. Kleine Hodenstücke heilen in der Bauchhöhle an, wenn man vor der Transplantation die Bauchorgane hyperämisch macht, indem man sie der Luft aussetzt. Damit wird wohl für eine bessere Ernährung des Transplantats gesorgt. Bleiben die angewachsenen Hoden oder Hodenstücke einige Zeit erhalten, so können die Folgen der Kastration abgeschwächt werden. Bei einem kastrierten Tier z. B. war zufällig ein kleines Hodenstück in der Bauchhöhle liegen geblieben und von der Magenwand aus vaskularisiert worden. Nussbaum fand bei diesem Tiere die Drüsen der Daumenschwielen und die Samenblasen in einem Zustand, der sich deutlich von demjenigen bei reinen Kastraten unterschied. Heilen die Transplantate nicht an, wie das der Fall ist, wenn man versucht, grössere Hodenstücke zu transplantieren, und werden die Transplantate schliesslich resorbiert, so bleiben die Tiere echte Kastraten. So zeigen uns die Versuche von Nussbaum wiederum, dass die Geschlechtsdrüse ihren Einfluss auf die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale ausübt, gleichgiltig an welcher Stelle des Körpers sie vorhanden ist.

Man ist in der Regel geneigt, aus den erfolgreichen Transplantationsversuchen den Schluss zu ziehen, dass die Geschlechtsdrüsen nicht durch Vermittlung eines nervösen Impulses wirken, sondern durch spezifische Stoffe, die sie an den Kreislauf abgeben, d. h. durch innere Sekretion. Schon Berthold hatte sich auf diesen Standpunkt gestellt. Wir dürfen uns jedoch nicht verhehlen, dass die Transplantationsversuche diese Frage nicht endgiltig entscheiden können. Es ist möglich, dass zentripetale Nerven in das Transplantat hineinwachsen, so dass eine nervöse Verbin-

[1]) M. Nussbaum, Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches (Rana fusca). Pflügers Archiv. B. 126, 1909. Vgl. S. 546 u. ff., namentlich S. 550 und 551.

dung zwischen dem Rückenmark und den Keimdrüsen hergestellt wird. Wohl der erste, der auf diese Beziehungen hingewiesen hat, war Nussbaum[1]). Wenn die Transplantation erfolgreich gewesen ist, sagt Nussbaum, „so hat eine Verbindung des transplantierten Teiles mit den wund gemachten Körperstellen wie bei jeder anderen Wundheilung, d. h. ein Einwachsen von Blutgefässen und Nerven, stattgefunden. Wenn dann eine Wirkung auf sekundäre Geschlechtscharaktere beobachtet wird, so ist das nur eine Wiederholung des normalen Geschehens; das Experiment hat nichts prinzipiell Neues geschaffen"... Es „ist diese Form der Versuchsanordnung ebenso wenig wie die Verhältnisse im normalen Tier imstande, die Frage zu entscheiden, ob hier ein Nerveneinfluss oder eine chemische Wirkung vorliege". Zugunsten der Annahme, dass die Geschlechtsdrüsen durch eine innere Sekretion wirken, scheint natürlich sehr die Tatsache zu sprechen, die wir oben kurz erwähnt haben und auf die wir später eingehender zurückkommen werden, dass die Ausbildung der Geschlechtsmerkmale um so vollkommener ist, je grösser die Menge von Hodensubstanz im Organismus. Wie bedeutungsvoll dieser Befund in anderen Zusammenhängen auch ist, er kann der Natur der Sache nach nicht den Einwand entkräften, dass durch ein Hineinwachsen von nervösen Fasern in das Transplantat eine unterbrochene nervöse Verbindung zwischen Geschlechtsdrüsen und Rückenmark wiederhergestellt worden sei.

So viel ich weiss, ist die Frage, ob ein Hineinwachsen von Nervenfasern in das Transplantat stattfindet, bisher anatomisch nicht untersucht worden. Manche Beobachtungen weisen jedoch mit aller Sicherheit darauf hin, dass eine nervöse Verbindung zwischen der transplantierten Geschlechtsdrüse und dem Rückenmark hergestellt wird. Der Patient, bei dem Lichtenstern die Hodentransplantation ausgeführt hat, machte in den ersten fünf Wochen nach der Operation die Angabe, dass er bei starkem Bücken, also bei Druck auf die Transplantate, dort ein Schmerzgefühl habe, wie es früher auftrat, wenn er sich die Testikel gedrückt hatte[2]). Das gleiche war

[1]) Nussbaum, l. c. Vgl. S. 521.

[2]) Lichtenstern, l. c. Münchener Medizinische Wochenschrift 1916.

der Fall bei einem anderen Patienten, bei welchem eine Hodentransplantation in genau derselben Weise ausgeführt wurde wie bei dem vorhergehenden. Auch dieser Patient gab an, den Hodenschmerz in der Gegend der Transplantate zu empfinden[1]). Diese Befunde zeigen meiner Meinung nach in unzweideutiger Weise, dass ein Hineinwachsen zentripetaler Fasern in das Transplantat stattfindet. Um also die Frage zu entscheiden, ob die gestaltende und erhaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf reflektorischem Wege oder durch innere Sekretion vermittelt wird, genügen die Transplantationsversuche nicht. Es müssen Versuche herangezogen werden, in denen sich die direkte Wirkung resorbierter — verfütterter oder injizierter — Hodensubstanz verfolgen lässt.

B. Die Verfütterung von Geschlechtsdrüsensubstanz.

Die mannigfaltigen Versuche, die von zahlreichen Autoren ausgeführt wurden, um die Folgen der Kastration durch Verfütterung von Geschlechtsdrüsensubstanz, sowohl von Hoden als von Ovarien, aufzuhalten, haben nicht das positive Resultat ergeben, wie man es etwa bei der Verfütterung von Schilddrüsenextrakten erzielen kann. Die Angaben der Autoren über das Ergebnis der Verfütterung von Geschlechtsdrüsensubstanz widersprechen sich vielfach. Widerspruchsvoll sind namentlich die Ergebnisse der zahlreichen Versuche, in denen pharmazeutische Präparate von Geschlechtsdrüsen verfüttert wurden[2]). Wir wollen uns hier darauf beschränken, über die Versuche von A. Lœwy an Hühnern, von Steinach an Ratten zu berichten, von denen die ersteren positiv, die letzteren negativ ausgefallen sind. A. Lœwy[3]) fütterte Kapaune mit Hodensubstanz. Das

[1]) Es handelt sich um einen von Steinach und Lichtenstern, l. c., beschriebenen Homosexuellen, dem Hoden implantiert wurden. Dank dem Entgegenkommen von Herrn Prof. Steinach habe ich die Möglichkeit gehabt, diesen Patienten vor und nach der Operation zu sehen und zu sprechen und der Operation beizuwohnen. Die Angaben dieses Patienten über den Hodenschmerz sind in der Publikation von Steinach und Lichtenstern nicht erwähnt.

[2]) Vgl. darüber Foges, Keimdrüsen. In Jauregg und Bayer, Lehrbuch der Organotherapie. Leipzig 1914. S. 393 bis 412.

[3]) A. Lœwy, Neuere Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane. Ergebnisse der Physiologie, B. II. 1. Abt. 1903. Vgl. S. 138 bis 140.

Wachstum der Kämme und Bartlappen war bei den Versuchstieren entschieden stärker als bei nicht gefütterten Kapaunen. Bei jungen Kapaunen, die mit Hoden gefüttert wurden, konnte auch ein Einfluss auf das Knochenwachstum festgestellt werden: bei den mit Hodensubstanz gefütterten Kapaunen blieben die für den Kapaun charakteristischen Veränderungen des Knochensystems aus. In dem Fütterungsversuch von Steinach[1]) wurden die Tiere im Alter von 4 Wochen kastriert und von da ab mit Hoden gefüttert, die täglich frisch getöteten jungen, aber geschlechtsreifen Ratten, zuweilen Meerschweinchen und Kaninchen entnommen wurden. Die Tiere bekamen ausserdem Milch und Brot, bevorzugten aber bald die Hoden, von denen sie ziemlich grosse Mengen verzehrten. Der Fütterungsversuch dauerte über 3 Monate. Es liess sich auch nicht der geringste Einfluss der verfütterten Hodensubstanz auf die Ausgestaltung der Geschlechtsmerkmale und auf das Verhalten feststellen. Die Tiere blieben morphologisch und funktionell echte Kastraten.

Natürlich darf aus diesem Versuch nicht der Schluss gezogen werden, dass die Verfütterung von Geschlechtsdrüsensubstanz bei Säugetieren stets ohne jeden Einfluss bleiben muss. Manche Autoren haben sicher feststellen können, dass die Verfütterung von Ovarialsubstanz den Stoffwechsel beeinflusst. Aber kaum jemals sind Wirkungen spezifischer Natur bei Verfütterung von Geschlechtsdrüsen bei Säugetieren beobachtet worden.

C. Die Injektion von Geschlechtsdrüsensubstanz.

Auch die Versuche, die Brown-Séquard am Menschen, verschiedene Autoren am Säugetier ausgeführt haben, um durch Injektion von Geschlechtsdrüsensubstanz jene spezifischen Wirkungen der Geschlechtsdrüsen zu ersetzen, die wir auf Grund der Kastrationsversuche kennen gelernt haben, haben zu sehr widerspruchsvollen Resultaten geführt. Es kann darum durch die Versuche am Menschen und an Säugetieren nicht die prinzipielle Frage entschieden werden,

[1]) Steinach, Geschlechtstrieb etc. Zentralblatt für Physiologie, Bd. 24, 1910.

ob die Geschlechtsdrüsen durch innere Sekretion wirken. Dagegen war das Ergebnis ähnlicher Versuche am Frosch, die von verschiedenen Autoren ausgeführt wurden, so eindeutig, dass diese Versuche zur Grundlage der Lehre von der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen werden konnten.

Die ersten Versuche in dieser Richtung hat Nussbaum[1]) ausgeführt. Er brachte in bestimmten Intervallen Hoden in die Lymphsäcke von kastrierten Fröschen und sah Vergrösserung der Daumenschwielen und der Samenblasen, auch wenn die Hoden nicht anwuchsen und der Degeneration verfielen. Wenn die Versuche erfolgreich ausfallen sollen, muss man in der Weise verfahren, dass die nächstfolgende Hodenversenkung zu einem Zeitpunkt vorgenommen wird, wo das vorherige Hodenstück noch nicht der Degeneration verfallen ist, und dass man die Hodenstücke, die der Degeneration zu verfallen beginnen, wieder aus dem Lymphsack entfernt. Die Folgen der Kastration können auch rückgängig gemacht werden, wenn man dem Kastraten von Zeit zu Zeit zerriebenen Hoden in den Lymphsack injiziert. Nussbaum hat die grundlegende Bedeutung seiner Versuche erkannt und er hat aus ihnen den Schluss gezogen, dass die Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf chemischen Einflüssen beruht.

Eine Reihe von Versuchen mit Injektion von Hodensubstanz hat Steinach[2]) an Fröschen ausgeführt. Eine grössere Anzahl von Männchen von Rana fusca und Rana esculenta wurde im Sommer und im Winter kastriert. Die Beobachtungen wurden an insgesamt 95 Kastraten ausgeführt. Wie schon erwähnt, schwindet bei den brünstigen Fröschen einige Zeit nach der Kastration die Auslösbarkeit des Umklammerungsreflexes, um erst später in abgeschwächtem Masse wiederzukehren. Die Injektion von Hodensubstanz in den Rückenlymphsack wurde erst vorgenommen, nachdem in jedem einzelnen Fall festgestellt wurde, dass die Auslösbarkeit des Umklammerungsreflexes geschwunden war. Die Hoden wurden Tieren entnommen, welche einen guten Um-

[1]) Nussbaum, Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches. Pflügers Archiv, Bd. 126, 1909. Vgl. S. 554 u. ff.

[2]) Steinach, l. c. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24, 1910. II. Teil.

klammerungsreflex zeigten. Die Monate November, Dezember und Januar sind darum für die Versuche besonders geeignet. Es wurden 2 bis 4 Hoden, je nach der Grösse derselben, zerrieben und injiziert. Man darf nach Steinach nicht zuviel Hodensubstanz nehmen und nicht in zu kurzen Pausen injizieren, da die Tiere sonst unter starker Verfärbung und ödematöser Schwellung zugrunde gehen. Die Wirkung der Injektion zeigt sich nach 12 bis 24 Stunden: der Umklammerungsreflex wird jetzt wieder auslösbar. In manchen Fällen kehrt der Umklammerungsreflex allmählich wieder, so dass man bei stündlich wiederholter Prüfung oft schon nach 6 bis 7 Stunden die ersten Spuren der Wirkung feststellen kann. Die grösste Stärke erreicht der Umklammerungsreflex 48 Stunden nach der Injektion. In der grossen Mehrzahl der Fälle war die Injektion von Erfolg gekrönt: bei 88% der kastrierten Tiere konnte der Umklammerungsreflex nach Injektion von Hodensubstanz wieder ausgelöst werden. Die Stärke des Umklammerungsreflexes ist nicht bei allen behandelten Tieren gleich. Manchmal ist es nur ein tonischer Reflex, der durch Reiben oder Drücken auf die Brusthaut ausgelöst, durch wiederholte Reizung verstärkt und verlängert werden kann. In anderen Fällen tritt sofort eine richtige Umklammerung ein, die so stark sein kann, dass das Tier mehrere Sekunden lang am umklammerten Finger hängen bleibt. Nach 3 bis 4 Tagen beginnt der Umklammerungsreflex wieder zu schwinden, indem seine Auslösbarkeit ganz allmählich abklingt. Man kann das Erlöschen des Umklammerungsreflexes durch Auswaschen der Rückenlymphsäcke mit physiologischer Kochsalzlösung beschleunigen, und man kann sein Verschwinden durch eine erneute Injektion von Hodensubstanz aufhalten oder ihn von neuem auslösbar machen. Nimmt man die Injektion von Hodensubstanz in Zwischenräumen von nicht weniger als 10 Tagen vor, so gelingt es, den Umklammerungsreflex, der eine so charakteristische Brunsterscheinung darstellt, dauernd beim Kastraten aufrechtzuerhalten. Eine Schädigung des Tieres tritt dabei nicht ein.

Dieselben Erfolge wie mit Injektion von Hodensubstanz bei Kastraten kann man bei den sogenannten „impotenten“ Fröschen

erzielen. Unter den frisch gefangenen Tieren, die Steinach von Ende Oktober bis Anfang Dezember auf ihren Umklammerungsreflex untersuchte, fanden sich stets 4 bis 8%, bei denen der Umklammerungsreflex nicht ausgelöst werden konnte und auch später nicht auslösbar wurde, obgleich er bei der grossen Masse der Tiere um diese Zeit schon vorhanden war, obgleich die Tiere von denselben Fundorten stammten und sich in einem gleich guten Ernährungszustand befanden. Diese Tiere bezeichnet Steinach als impotent. Ihre Zahl wird übrigens später, wenn die Tiere längere Zeit in der Gefangenschaft sind, noch grösser. Nach Steinach sind die Impotenten auch schon äusserlich daran zu erkennen, dass bei ihnen die Armmuskulatur und die Daumenschwielen weniger entwickelt sind. Injiziert man nun solchen impotenten Tieren Hodensubstanz von potenten Männchen, so wird der Umklammerungsreflex bei ihnen auslösbar.

Steinach hat seine Versuche sowohl mit artgleichen, als mit artfremden Hoden ausgeführt. Der Erfolg ist mit artfremdem Material in der Merzahl der Fälle ebenso zu erzielen wie mit arteigenem, so mit Hoden von Rana fusca-Männchen bei kastrierten Rana esculenta-Männchen.

Eine Reihe von Kontrollversuchen hat Steinach mit Injektion von frischem Magensaft, Muskelbrei und Leberbrei von brünstigen Fröschen ausgeführt. Sowohl Kastraten als Impotente blieben völlig unbeeinflusst. Führt man nach einiger Zeit demselben Tier Hodensubstanz von brünstigen Männchen ein, so ist der Umklammerungsreflex wieder auslösbar.

Steinach konnte in seinen Versuchen auch den Befund von Nussbaum über den fördernden Einfluss der Hodeninjektion auf das Wachstum der Daumenschwielen bestätigen. Auch Harms[1]) und Meisenheimer[2]) haben diesen Befund von Nussbaum be-

[1]) Harms, Ueber Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und -drüsen bei Rana fusca. Pflügers Archiv, B. 128, 1909.

[2]) Meisenheimer, Experimentelle Studien zur Soma und Geschlechtsdifferenzierung. Zweiter Beitrag. Jena 1912

stätigt (Abb. 48). Harms[1]) hat auch die Wirkung von Hodeninjektionen auf den Umklammerungsreflex bei kastrierten Fröschen untersucht. Auch er konnte feststellen, dass es gelingt, den Umklammerungsreflex beim Kastraten auszulösen, wenn man ihm Hodensubstanz injiziert.

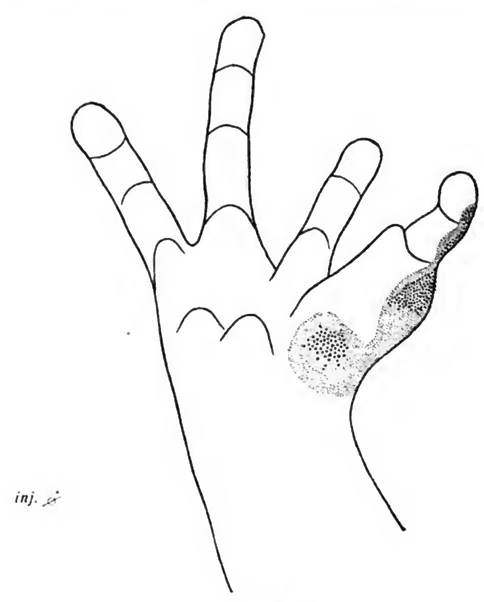


Abb. 48.
Daumenschwiele eines kastrierten männlichen Frosches, dem 3 Monate lang, in Zwischenräumen von mehreren Wochen, Hodensubstanz in die subkutanen Lymphräume eingeführt wurde. Vgl. hierzu Abb. 34 u. 35. Der Daumen ist geschwollen; auf der Oberfläche der Haut sieht man Epithelhöcker. Nach Meisenheimer.

[1]) Harms, Hoden- und Ovarialinjektionen bei Rana fusca-Kastraten. Pflügers Archiv, B. 133, 1910. Vgl. S. 43.

Nach den mitgeteilten Versuchen unterliegt es keinem Zweifel mehr, dass die gestaltende und erhaltende Wirkung der Geschlechtsdrüsen vermittelt wird nicht durch einen von den Geschlechtsdrüsen ausgehenden nervösen Impuls, sondern durch chemische Stoffe, die aus den Geschlechtsdrüsen in den Kreislauf gelangen. Wenn auch dieses eindeutige Ergebnis der Injektionsversuche nur am Frosch gewonnen worden ist, so dürfen wir nunmehr doch auch die Ergebnisse der Transplantationsversuche am Menschen und an Säugetieren in demselben Sinne deuten.

Ueber die chemische Natur dieser Stoffe sind wir einstweilen noch völlig im Unklaren. Nach Steinach sollen diese Stoffe durch Kochen zerstört werden können. Kastrierten Fröschen wurde abgekochte Hodensubstanz von brünstigen Fröschen eingespritzt: der Umklammerungsreflex kehrte nicht wieder. Auf weitere Versuche, die chemische Natur der wirksamen Stoffe aufzuklären, kommen wir später in anderen Zusammenhängen zurück (vgl. Kap. VII).

Nach Steinach wirkt nur der Hoden des brünstigen Frosches auf den Kastraten. Injiziert man Kastraten Hodensubstanz von Männchen, deren Brunst schon zu Ende ist, so bleibt die Injektion ohne Erfolg. Daraus wäre zu schliessen, dass das spezifische Sekret des Hodens, das den Umklammerungsreflex des Frosches auslösbar macht, nur zur Brunstzeit vorhanden ist oder, was wahrscheinlicher, dass es zur Brunstzeit in stark vermehrter Menge erzeugt wird. In Analogie damit könnte man annehmen, dass auch die Brunst der Säugetiere durch eine zyklische Vermehrung des Sekrets in den Geschlechtsdrüsen bedingt wird. Wir werden später andere Beobachtungen kennen lernen, welche zugunsten dieser Annahme sprechen (vgl. Kp. IV, A, 5 und Kap. V, D und E).

D. Der Mechanismus der innersekretorischen Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf das zentrale Nervensystem.

1. Die Frage der Speicherung der Hodensekrete im zentralen Nervensystem.

Aus den Kastrationsversuchen hatte sich uns ergeben, dass den Geschlechtsdrüsen auch die Funktion zukommt, das Nervensystem zu erotisieren, d. h. dem Nervensystem jenen Erregbarkeitsgrad zu verleihen, durch welchen das Zustandekommen der psycho-sexuellen Reflexe ermöglicht wird. Die Injektionsversuche am Frosch haben uns ferner gezeigt, dass diese erotisierende Wirkung der Geschlechtsdrüsen durch chemische Stoffe vermittelt wird, die von den Geschlechtsdrüsen an den Kreislauf abgegeben werden. Es wäre zu vermuten, dass diese Stoffe in derselben Weise elektiv auf die nervöse Substanz wirken wie verschiedene wohl definierte chemische Gifte. Entscheidend in dieser Richtung wäre der Nachweis, dass die fraglichen Stoffe, die aus der Geschlechtsdrüse in den Kreislauf gelangen, im zentralen Nervensystem gespeichert werden. Um diese Frage zu verfolgen, hat Steinach[1]) eine Reihe von Versuchen ausgeführt. Einer ersten Serie von Kastraten und Impotenten wurde Hirn und Rückenmark von brünstigen Männchen injiziert, einer zweiten Serie Hirn und Rückenmark von Kastraten. Die erste Serie zeigte starken Umklammerungsreflex, die zweite dagegen nicht. Nach einiger Zeit wurde auch der zweiten Serie Hirn und Rückenmark von brünstigen Männchen injiziert. Jetzt zeigte auch diese Serie starken Umklammerungsreflex. Die ersten Spuren der Wirkung von Hirn und Rückenmark brünstiger Frösche auf den Umklammerungsreflex machen sich erst nach zehn Stunden bemerkbar, und die Wirkung vergeht viel schneller als nach Injektion von Hodensubstanz. Wie wir oben gesehen haben, bleibt die Injektion von anderen Organen brünstiger Männchen in Kastraten ohne jegliche Wirkung auf den Umklammerungsreflex. Aus allen diesen Versuchen wäre zu schliessen, dass die vom Hoden sezernierten Stoffe elektiv auf das zentrale Nervensystem

[1]) Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale usw. Zentralblatt f. Physiologie, B. 24, 1910.

wirken, indem sie von demselben gespeichert werden. Sie würden sich hierin verhalten wie manche Gifte, z. B. das Strychnin[1]). Bei der grossen Tragweite, die der von Steinach aufgeworfenen Frage zukommt, wäre zu wünschen, dass über diese Frage noch weiter eingehend experimentiert würde.

Steinach weist auf die Möglichkeit hin, dass vielleicht auch die Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf das Wachstum der Brunstorgane, wie der Armmuskeln und der Daumenschwielen, auf Beziehungen des inneren Sekrets der Hoden zum zentralen Nervensystem beruht. Die Wirkung auf bestimmte Teile des zentralen Nervensystems wäre das Primäre, durch dessen Vermittlung erst sekundär — vielleicht durch lokal stark vermehrte Blutzufuhr — ein Wachstum der Geschlechtsmerkmale angeregt würde. Nussbaum[2]) hatte schon früher versucht, die Frage über die Rolle des zentralen Nervensystems als eines Vermittlers zwischen den Geschlechtsdrüsen und den von ihnen abhängigen Brunstorganen mit Hilfe des Experiments in Angriff zu nehmen. Im Hochsommer, also zu einer Zeit, wo die Drüsen und Papillen der Daumenschwielen zu schwellen beginnen, durchschnitt er beim Frosch den Vorderarmnerv auf der einen Seite. Auf dieser Seite blieben die charakteristischen Brunsterscheinungen, die Hypertrophie der Daumenschwielen und der Vorderarmmuskeln, aus. Nach Nussbaum sprechen diese Versuche dafür, „dass das Hodensekret, obwohl es noch in die Säfte des Körpers übertritt, auf die Drüse mit durchschnittenem Nerven nicht mehr wirken kann, dass somit keine direkte Wirkung auf die Organe durch die innere Sekretion stattfindet. Es ist somit bewiesen, dass das Hodensekret ins Blut aufgenommen wird und wie ein spezifisches Gift nur auf gewisse nervöse Zentren wirkt, bestimmte Ganglienruppen reizt, die alsdann vermittelst zentrifugaler peripherer Nerven Form- und Stoffwechselveränderungen in den von ihnen innervierten Organen anregen". Sicher ist dieser Schluss aber nicht. Pflüger[3]) hat hier

[1]) Vgl. Sano, Ueber die Entgiftung von Strychnin und Kokain durch das Rückenmark. Pflügers Archiv, B. 120, 1907.

[2]) Zitiert nach Pflüger, vgl. die folgende Anmerkung.

[3]) Pflüger, Ob die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale vom Nervensystem abhängt? Pflügers Archiv, B. 116, 1907.

eingewendet, dass die Durchschneidung zentripetaler Nerven Störungen in den Organen hervorrufen kann und dass allein dadurch die Atrophie der Armmuskeln und die Rückbildung der Daumenschwielen erklärt werden könnte.

Die hier erörterte Frage über die Rolle, die dem Nervensystem bei der Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf die somatischen Geschlechtsmerkmale zukommt, ist von den Autoren einstweilen noch wenig berücksichtigt worden. Die Frage wäre jedoch einer experimentellen Behandlung in mancherlei Beziehung würdig und auch zugänglich.

2. Die physiologischen Grundlagen des Umklammerungsreflexes.

Der Frage über die physiologischen Grundlagen des Umklammerungsreflexes beim brünstigen Frosch kommt eine allgemeinere Bedeutung zu, als es auf den ersten Blick scheinen mag. Der Umklammerungsreflex stellt eine einfache und gut ausgeprägte Brunsterscheinung dar, die an die Tätigkeit des zentralen Nervensystems geknüpft ist und als Paradigma für die komplizierteren psychosexuellen Erscheinungen bei den Säugetieren und beim Menschen dienen kann. Der Umklammerungsreflex lässt sich mit ziemlicher Leichtigkeit in seinen physiologischen Bedingungen experimentell untersuchen, was für die psycho-sexuellen Erscheinungen bei den Säugetieren und beim Menschen in viel geringerem Masse der Fall ist. Auf der anderen Seite können die Schwierigkeiten, die sich trotzdem einer Lösung des Problems des Umklammerungsreflexes beim Frosch entgegenstellen, ein Hinweis darauf sein, wie bescheiden wir in unseren Erwartungen sein müssen, wenn es sich um die Erkenntnis der physiologischen Bedingungen handelt, die den psychosexuellen Erscheinungen bei den Säugetieren und beim Menschen zugrundeliegen. So gewinnt die Frage über die physiologischen Bedingungen des Umklammerungsreflexes beim Frosch und über die Rolle, die dabei der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen zukommt, eine grössere Bedeutung für uns.

Eine Reihe von Autoren haben den Umklammerungsreflex studiert, so Spallanzani, Goltz, Albertoni, Tarchanov, Schrader, Steinach, Busquet, Langhans, Nussbaum

und Baglioni. Spallanzani[1]) wies nach, dass für die Umklammerung die Intaktheit nur des Rückenmarkes nötig ist. Er dekapitierte brünstige Männchen während der Umklammerung, aber die Umklammerung blieb dabei bestehen. Wir werden unten sehen, dass man auch beim nicht brünstigen Frosch durch Dekapitation einen Umklammerungsreflex auslösen kann. Goltz[2]) hat festgestellt, dass die Haut an der Brust und an der Beugefläche der Arme Sinnesflächen sind, von denen der Umklammerungsreflex ausgelöst werden kann. Entfernt man die Haut von den Armen oder der Brust, oder durchschneidet man die hinteren Wurzeln dieser Gegend, so ist der Umklammerungsreflex nicht mehr auszulösen. Goltz schloss ferner aus seinen Versuchen, dass vom Weibchen Einwirkungen auf das Männchen ausgehen, die es zur Umklammerung anregen. Ist die Umklammerung zustande gekommen, so wird der Reflex durch die fortdauernde Reizung der Haut weiter erhalten. Schrader[3]) weist auf Grund seiner Versuche darauf hin, dass zwar jeder Gegenstand, welcher die Vorzugsstellen auf der Haut des brünstigen Männchens berührt, den Umklammerungsreflex auslösen kann, dass die Umarmung jedoch nur in dem Falle länger erhalten bleibt, wenn der Umklammerungsreflex durch das Weibchen ausgelöst wurde: augenscheinlich stellt die Körperform des Weibchens zur Brunstzeit einen spezifischen taktilen Reiz dar. Nach Goltz kommt es reflektorisch auch zu einer Erweiterung der Samenwege und zu einem Erguss des Samens. Goltz nahm an, und das dürfte wohl auch heute noch der allgemeinen Auffassung entsprechen, dass das Rückenmark und die äusseren Sinnesflächen sich während der Brunst in einem Zustand erhöhter Erregbarkeit befinden. Nach Nussbaum[4]) ist auch die

[1]) Spallanzani, Versuche über die Erzeugung der Tiere und Pflanzen Deutsche Uebersetzung. Leipzig 1786. Vgl. S. 93 und 319.

[2]) Goltz, Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869. Zit. nach Tarchanov, Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Pflügers Archiv, B. 40. 1887.

[3]) Zit. nach Baglioni, Physiologie des Nervensystems. Handbuch der vergleichenden Physiologie von Winterstein. B. IV. Jena 1913. Vgl. den Abschnitt: „Die die sexuelle Umklammerung vermittelnden Nervenvorgänge", S. 401.

[4]) Nussbaum, Ueber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. VI. Mitteilung. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 80, 1912.

direkte Erregbarkeit der Muskeln in der Brunstzeit erhöht. Diese Annahme ist jedoch, wie oben schon gesagt, nicht genügend begründet.

In der jüngsten Zeit wurde eine Reihe von Versuchen von verschiedenen Autoren ausgeführt, um den Anteil der einzelnen Teile des Nervensystems am Umklammerungsreflex zu ermitteln. Es hat sich dabei ergeben, dass der physiologische Mechanismus des Umklammerungsreflexes viel komplizierter ist, als es auf Grund der Versuche

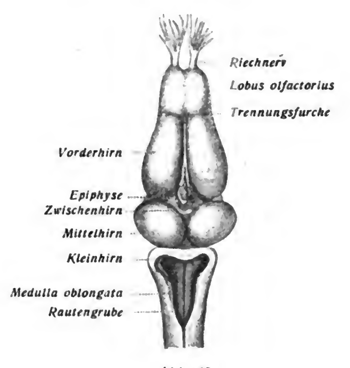


Abb. 49
Gehirn des Frosches. Nach R. Hertwig.

von Spallanzani und Goltz scheinen musste. Steinach und Langhans[1]) haben festgestellt, dass man den Umklammerungsreflex auch beim nicht brünstigen Frosch zu jeder Zeit auslösen kann, wenn man das Gehirn zwischen Kleinhirn und Medulla oblongata oder zwischen der Medulla oblongata und dem Rückenmark durchschneidet (Abb. 49). Nach der Dekapitation bis zur gewünschten Stelle stillt man die Blutung mit einem Thermokauter, und nach etwa einer Minute, wenn die Wirkungen der brüsken mechanischen Reizung abgeklungen sind, kann die Prüfung ausgeführt werden. Man fasst gleichzeitig beide Daumenschwielen an, drückt sie und lässt

[1]) Steinach, l. c. Zentralblatt für Physiologie. Bd. 24, 1910.

wieder los. Es kommt ein mächtiger, lang anhaltender Umklammerungsreflex zustande, welcher dem Krampf bei der natürlichen Brunst an Intensität kaum nachsteht. Der Umklammerungsreflex kann auch schon ausgelöst werden, wenn nur eine Daumenschwiele gereizt wird. Der Reflex ist auch dann doppelseitig, nur ist er auf der nicht gereizten Seite schwächer. Hat man die Entfernung des Gehirns ohne erheblichen Blutverlust vorgenommen und bleibt das Tier längere Zeit am Leben, so lässt sich der Umklammerungsreflex des nicht brünstigen Männchens noch auffallender vor Augen führen. Legt man ein operiertes Männchen auf ein Weibchen und drückt die Daumenschwielen an den Körper des letzteren, so wird der Umklammerungsreflex ausgelöst, das Weibchen wird umfasst und unter günstigen Umständen stundenlang festgehalten. Hält man die Tiere in ungestörter Isolierung in einem dunkeln und kühlen Raum, so kann — in seltenen Fällen — die Umarmung 1 bis 2 Tage andauern. Aus diesen Versuchen wäre zu schliessen, dass der Umklammerungsreflex ausgelöst werden kann, wenn hemmende Impulse, die von den oberen Teilen des Gehirns an das Rückenmark gelangen, herabgesetzt oder aufgehoben werden. Wir müssen annehmen, dass ausserhalb der Brunstzeit Impulse wirksam sind, welche den Umklammerungsreflex hemmen, und dass die Sekrete der Geschlechtsdrüsen, die während der Brunstzeit in den Kreislauf gelangen, die Erregbarkeit der hemmenden Zentren des Gehirnes herabsetzen. Diese Herabsetzung der Erregbarkeit tritt aber nicht plötzlich ein, sondern sie entwickelt sich ganz allmählich, ebenso wie die morphologischen Zeichen der Brunst, die Daumenschwielen und die Hypertrophie der Armmuskeln. Schon im Spätherbst ist bei der Mehrzahl der frisch eingefangenen Männchen der Umklammerungsreflex auszulösen. Die Intensität des Reflexes nimmt im Laufe der nächsten Monate zu, um schliesslich in der eigentlichen Brunstzeit das Maximum zu erreichen. Dazu trägt auch die stark hypertrophische Armmuskulatur bei. Dass es immer leichter wird, den Umklammerungsreflex auszulösen, ist wohl auch durch die fortschreitende Entwicklung der Daumenschwielen bedingt.

Zu ähnlichen Ergebnissen ist, unabhängig von Steinach und

Langhans, auch Busquet[1]) gelangt. Busquet trennte bei männlichen Eskulenten und Temperarien das Rückenmark vom Gehirn unmittelbar unterhalb der Medulla oblongata. Bald nachdem der Krampf vorüber ist, welcher nach der Operation eintritt, lässt sich die Umklammerung auslösen, wenn man die Brusthaut des Tieres mit dem Finger oder irgend einem geeigneten Gegenstand berührt oder wenn man es auf einen anderen Frosch setzt. Der operierte Frosch bleibt stundenlang in Umklammerungsstellung. Das Experiment gelingt zu jeder Jahreszeit. Busquet hat von Oktober 1908 bis November 1909 an 200 Froschmännchen den Umklammerungsreflex nach Durchschneidung unterhalb der Medulla oblongata auslösen können. Auch Dekapitation oder ein starker Schlag auf den Kopf macht den Umklammerungsreflex auslösbar. Die Auslösbarkeit des Umklammerungsreflexes kann 7 bis 8 Tage nach der Durchschneidung erhalten bleiben, d. h. solange das Tier am Leben bleibt. Auch Busquet schliesst aus seinen Versuchen, dass im zentralen Nervensystem oberhalb des Rückenmarkes sich Zentren befinden, welche das Zustandekommen des Umklammerungsreflexes hemmen. Dieser nervöse Mechanismus ist jedoch nur beim erwachsenen Männchen vorhanden, bei welchem er im Verlaufe der individuellen Entwicklung allmählich zur Ausbildung gelangt, nicht aber beim Weibchen: 200 Weibchen, die in derselben Weise untersucht wurden, zeigten niemals den Umklammerungsreflex. Ebensowenig 14 jugendliche Männchen, die zwischen 15 und 25 g wogen. 4 Männchen, die 34 bis 40 g wogen, zeigten den Umklammerungsreflex weniger stark als Männchen im Gewicht von 50 bis 60 g.

Wie von vornherein zu vermuten ist, befindet sich das Rückenmarkszentrum des Umklammerungsreflexes im Zervikalmark, von dem die Muskeln der Arme innerviert werden. Zerstörte Busquet das Rückenmark 2 bis 3 mm unterhalb der Medulla oblongata, so schwand der Umklammerungsreflex. Er blieb dagegen auslösbar, wenn das Rückenmark unmittelbar unterhalb der Medulla oblongata und zwischen dem dritten und vierten Halswirbel durchschnitten wurde.

[1]) Busquet, La fonction sexuelle. Paris 1910. Vgl. S. 79 u. ff. — Vgl. auch Busquet, Existence chez la grenouille mâle d'un centre médullaire permanent présidant à la copulation. C. r. Soc. Biol. t. 68, 1910. p. 880.

Die Tatsache, dass das Zustandekommen des Umklammerungsreflexes in der Brunstzeit an eine Schwächung oder gar an einen Wegfall hemmender Impulse vom Gehirn geknüpft ist, schliesst natürlich nicht aus, dass nicht auch die Erregbarkeit des Rückenmarks in der Brunstzeit durch das Sekret der Geschlechtsdrüse gesteigert wird. Es muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, tiefer in diese Frage einzudringen.

Schon Albertoni[1]) und Tarchanov[2]) war es bekannt, dass man bei brünstigen umklammernden Kröten- oder Froschmännchen die Paarung unterbrechen kann, wenn man die Corpora bigemina reizt. Sie wollten allein den Corpora bigemina eine hemmende Wirkung auf den Umklammerungsreflex zuschreiben. Schrader[3]) zeigte, dass die Verhältnisse viel komplizierter liegen, dass wohl auch tiefer gelegene Teile des Gehirnes, das Kleinhirn oder der obere Teil der Medulla oblongata, hemmende Zentren für den Umklammerungsreflex besitzen. Mit der Auffassung von Schrader decken sich auch die Ergebnisse von Steinach und Langhans, nach denen die wichtigsten hemmenden Zentren nicht nur in den distalen Teilen der Corpora bigemina, sondern auch im Kleinhirn und vielleicht auch in der Medulla oblongata gelegen sind. Nach Busquet dagegen enthält allein das Kleinhirn hemmende Zentren. Die Zerstörung der Lobi olfactorii oder der Lobi optici macht nach Busquet den Umklammerungsreflex nicht auslösbar, was aber der Fall ist, wenn man eine isolierte Zerstörung der mittleren Partie des Kleinhirns vornimmt[4]). Das Kleinhirn besteht bei den Batrachiern aus einem transversalen Zug von nervöser Substanz, das distal von der Medulla oblongata gelegen ist. Man braucht nun nach Busquet nur den medianen Anteil

[1]) Albertoni, Sui centri d'arresto nel rospo. Arch. italiennes de Biologie. T. IX. 1887. Auch in Ricerche sperimentali eseguite nel laboratorio diretto dal Albertoni. Bologna 1889. p. 14.

[2]) Tarchanov, Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Pflügers Archiv, B. 40, 1887. Vgl. namentlich S. 345 u. ff.

[3]) Zit. nach Baglioni, Physiologie des Nervensystems. Handbuch d. vergleich. Physiol. l. c.

[4]) Busquet, Action inhibitrice du cervelet sur le centre de la copulation chez la gronouille. — Indépendance fonctionnelle du centre vis-à-vis du testicule. C. r. Soc. Biol. 1910, t. 68, p. 911.

dieses Zuges mit der Spitze einer Stecknadel zu zerreissen, um den Umklammerungsreflex eintreten zu sehen[1]).

Zu einer anderen Auffassung in der Frage der hemmenden Impulse, die vom Gehirn an das Rückenmark gelangen sollen, ist Baglioni[2]) gekommen. Baglioni konnte zunächst den Befund von Albertoni bestätigen, dass bei der Kröte die Paarung unterbrochen wird, wenn man die Corpora bigemina drückt. Ebenso den Befund von Tarchanov, der die Umklammerung bei Froschmännchen durch Stechen in die Corpora bigemina unterbrechen konnte. Baglioni hat nun aber die Corpora bigemina bei der Kröte auch elektrisch gereizt. Dabei ergab sich nicht eine Hemmung des Umklammerungsreflexes, wie sie zu erwarten war, sondern eine Verstärkung desselben. Brachte Baglioni dagegen kleine Wattebäuschchen mit einer 2,8% Stovainlösung auf die Corpora bigemia, so wurde der Umklammerungsreflex gehemmt. Auf Grund dieser Beobachtungen kommt Baglioni, im Gegensatz zu den früheren Beobachtern, zum Schluss, dass in den Corpora bigemina nicht Hemmungszentren, sondern Erregungszentren für den Umklammerungsreflex gelegen sind. Allerdings fand auch Baglioni, dass nach Durchschneidung unterhalb der Medulla oblongata bei der nicht brünstigen Kröte, sogar beim Kröten*weibchen*, Umklammerung ausgelöst werden kann. Dieser Versuch gelingt bei *Kröten*weibchen viel besser als er bei *Frosch*weibchen, bei denen Baglioni die Umklammerung nach Isolierung des Rückenmarks vom Gehirn nur angedeutet fand, während nach Busquet, wie oben erwähnt, der Umklammerungsreflex beim Froschweibchen überhaupt nicht ausgelöst werden kann. Baglioni ist jedoch der Meinung, dass der beim nicht brünstigen Männchen oder Weibchen auslösbare Umklammerungsreflex nicht der eigentliche Umklammerungsreflex sei, sondern ein *Kletterreflex*, der dem ersteren nicht gleichgesetzt werden dürfe. Die Widersprüche zwischen den Autoren in der Frage, wo die hemmenden Zentren des Umklammerungsreflexes gelegen sind, sind wohl zum Teil da-

[1]) Busquet, La fonction sexuelle. p. 83.

[2]) Baglioni, Zur Kenntnis der Zentrentätigkeit bei der sexuellen Umklammerung der Amphibien. Zentralbl. f. Physiologie, B. 25, 1912.

rauf zurückzuführen, dass die Stärke der Reizung und die Erregbarkeit der Tiere in den einzelnen Fällen sehr schwankend war. Schon Tarchanov[1]) hat dieses Moment gewürdigt. Er hat darauf hingewiesen, dass bei starker Reizung wohl auch manche Rückenmarkszentren einen hemmenden Einfluss auf den Umklammerungsreflex ausüben können. Nur dürfte, seiner Meinung nach, dieser Einfluss viel geringer sein als derjenige der Corpora bigemina. Es ist möglich, dass in den Versuchen von Baglioni, in denen die Corpora bigemina elektrisch gereizt oder der Wirkung von Stovain ausgesetzt wurden, der erregende bezw. lähmende Reiz auch das Rückenmark traf.

Dass in der Brunst hemmende Impulse ausgeschaltet werden, die vom Gehirn kommen, haben übrigens auch Beobachtungen von Baglioni gezeigt. Baglioni hat gefunden, dass das umarmende Froschmännchen bei Berührung seiner Fußsohlen eine energische und dauernde Streckung der hinteren Extremitäten ausführt. Diese tonische Reflexstreckung ist sonst nur bei Fröschen zu beobachten, bei denen man die Verbindung zwischen Gehirn und Rückenmark aufgehoben hat.

Ueber die äussere Sinnesfläche, von welcher der Umklammerungsreflex auszulösen ist, hat Langhans einen neuen Befund erhoben. Nach seinen Beobachtungen ist die Daumenschwiele eine Vorzugsstelle für die Auslösung des Umklammerungsreflexes. Dagegen kommen die Reize, welche die Brusthaut treffen, augenscheinlich nur in indirekter Weise in Betracht. Schaltet man die Daumenschwielen aus, so ist der Umklammerungsreflex durch eine Reizung der Haut nicht mehr auszulösen. Steinach berichtet, dass man durch Bepinselung der Daumenschwielen mit 5 % Kokainlösung den Umklammerungsreflex zum Schwinden bringen kann. Er nimmt an, dass bei der Reizung der Haut die empfindlichen Daumenschwielen durch Zug oder Dehnung mitgereizt werden.

Der auf den ersten Blick so einfache Umklammerungsreflex des brünstigen Frosches stellt sich nach alledem dar als ein sehr komplizierter nervöser Mecha-

[1]) Tarchanov, l. c. Vgl. S. 349.

nismus, in welchem erregende und hemmende Impulse ineinandergreifen, wobei augenscheinlich die Erregbarkeit der nervösen Zentralorgane durch die inneren Sekrete der Geschlechtsdrüsen reguliert wird. Wahrscheinlich beruht auch das psycho-sexuelle Verhalten der Säugetiere und des Menschen auf einem ähnlichen, wenn auch unvergleichlich komplizierteren physiologischen Mechanismus. Die psychologische Analyse der psycho-sexuellen Reflexe bei den höheren Säugetieren und beim Menschen scheint darauf hinzuweisen. Legen wir dem psychosexuellen Verhalten des Menschen einen physiologischen Mechanismus, in welchem, wie beim Umklammerungsreflex des Frosches, Erregung und Hemmung zusammenspielen, gleichsam als ein Schema zugrunde, so gewinnen wir ein Verständnis für die überaus vielgestaltigen Typen und Varietäten, in welchen uns das psycho-sexuelle Verhalten des Menschen entgegentritt, und für die mannigfaltigen Abänderungen, die es unter dem Einfluss der inneren Sekrete der Geschlechtsdrüsen erfahren könnte.

3. Die Geschlechtsdrüse und das psycho-sexuelle Verhalten beim Menschen.

Im Kapitel über die Folgen der Kastration haben wir die Tatsache kennen gelernt, dass auch beim Menschen das psycho-sexuelle Verhalten unter dem Einfluss der Geschlechtsdrüsen steht. Wir haben ferner gesehen, dass die Störungen, welche im psycho-sexuellen Verhalten des Menschen als Folge der Kastration eintreten, durch die Implantation von Geschlechtsdrüsen behoben werden können. So unterliegt es keinem Zweifel mehr, dass zu den physiologischen Bedingungen, aus denen das für den Menschen charakteristische psycho-sexuelle Verhalten erwächst, die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen gehört. Man könnte sich nun auch hier wieder fragen, wie der Mechanismus der innersekretorischen Wirkung der Geschlechtsdrüse auf die Ausbildung der psychischen Geschlechtsmerkmale beim Menschen geartet ist. Wir haben oben gesehen, welch ein überaus komplizierter nervöser Mechanismus schon dem Umklammerungsreflex beim Frosch zugrundeliegt. Eine viel weitgehen-

dere Komplikation müssen wir für den Mechanismus des psycho-sexuellen Verhaltens beim Säugetier und namentlich beim Menschen voraussetzen. Man muss gestehen, dass wir einstweilen noch sehr wenig von dem Ineinandergreifen der Bedingungen wissen, die dem psycho-sexuellen Verhalten des Menschen zugrundeliegen. Beim Menschen erreicht der Einfluss der äusseren Faktoren auf die Gestaltung aller nervösen Reaktionen den Höhepunkt in der Tierreihe; und dieser Einfluss der äusseren Faktoren muss sich natürlich in demselben Masse auch geltend machen in der Gestaltung der psycho-sexuellen Reflexe, im weitesten Sinne dieses Wortes. Es ist darum klar, dass eine Erforschung des psycho-sexuellen Verhaltens beim Menschen sich durch die Physiologie nicht erschöpfen lässt. Die Physiologie ist hier Abstraktion. In gleicher Weise wie durch die Struktur des Nervensystems und durch die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen wird das psycho-sexuelle Verhalten des Menschen gestaltet durch den ganzen Komplex der Bedingungen, den wir als „Kultur" zusammenfassen können. Das Eingreifen dieser letzteren Bedingungen in die Gestaltung des psycho-sexuellen Verhaltens des Menschen ist aber nicht das Problem, das uns hier beschäftigt. In unseren Zusammenhang gehört nur die Frage, wie die innere Sekretion der Geschlechtsdrüse in das psycho-sexuelle Verhalten des Menschen eingreift. Dabei kann es sich natürlich nicht um die Feststellung von Einzelheiten handeln — dazu reicht unsere Kenntnis nicht aus. Es kann sich vielmehr nur darum handeln, dass wir an der Hand der Erkenntnis, die wir über den Mechanismus der sexuellen Reflexe beim Tier besitzen, allgemeine Gesichtspunkte für die Betrachtung des psycho-sexuellen Verhaltens des Menschen zu gewinnen versuchen.

Eine Analyse des Geschlechtstriebes und der geschlechtlichen Betätigung beim normalen Kinde ergibt, dass die Neigung zum anderen Geschlecht, d. h. ein sexuell betontes Verhalten schon vorhanden ist, bevor noch die nervösen Reflexe zustandekommen können, welche der sexuellen Betätigung, der Erektion und dem Coitus, zugrundeliegen. Auf der anderen Seite machen es die Versuche am Frosch sehr wahrscheinlich, dass der Umklammerungsreflex

auch nach der Kastration noch auslösbar sein kann, während eine spontane Umklammerung des Weibchens nicht mehr vorkommt. Die Befunde an früh kastrierten Ratten sprechen dafür, dass zur Pubertätszeit eine sexuelle Neigung vorhanden ist, ohne dass Erektion und Begattung möglich sind. Durch einen experimentellen Eingriff wird augenscheinlich beim Frosch, bei der Ratte oder beim Meerschweinchen, vielleicht auch bei Hühnervögeln, der normale Geschlechtstrieb auf rudimentäre Aeusserungen desselben herabgedrückt, durch das Experiment wird gewissermassen eine „Dissoziation des Geschlechtstriebes" erzielt. Man könnte diese Beziehung physiologisch so ausdrücken, dass man sagt, die Erotisierung des Nervensystems durch die Geschlechtsdrüse erfolge nicht plötzlich, sondern allmählich, vielleicht in Schüben. Und je nach dem Alter des Tieres bei der Kastration (Ratte, Meerschweinchen, Hühnervögel), je nach dem Zeitraum, der seit der letzten Brunst vergangen ist (Frosch), wird die Erotisierung des Nervensystems verschieden weit vorgeschritten sein.

Das wäre ein Hinweis darauf, dass das psycho-sexuelle Verhalten kein unteilbares Ganzes darstellt. Es ist teilbar, durch das Experiment und durch Krankheit dissoziierbar. Diese Auffassung ist umso eher berechtigt, als auch mit Bezug auf die körperlichen Geschlechtsmerkmale zahlreiche Beispiele einer Dissoziierung vorliegen. Wir erinnern nur an das verschiedene Verhalten der Corpora cavernosa penis und des Corpus cavernosum urethrae beim menschlichen Kastraten, an das verschiedene Verhalten von Kopfanhängen und Gefieder beim kastrierten Hahn. In dem einen Fall wird diese Dissoziierung dadurch bedingt sein, dass das eine Geschlechtsmerkmal früher, das andere später durch die Geschlechtsdrüse fixiert wird, in dem anderen Fall dadurch, dass die von den Geschlechtsdrüsen unabhängigen Geschlechtsmerkmale allein zur Geltung kommen. Dasselbe Schema können wir auch auf das psycho-sexuelle Verhalten des Menschen anwenden.

Von diesem Gesichtspunkt aus wäre vielleicht ein besseres Verständnis für manche Handlungen des Menschen zu gewinnen, die

in keiner Beziehung zur sexuellen Betätigung zu stehen scheinen, die man jedoch nach näherer Analyse häufig als Teile des psychosexuellen Verhaltens oder der sexuellen Libido auffasst. Die viel diskutierte Sexualität des Kindes[1]) und die sexuellen Perversionen Erwachsener könnten von diesem Gesichtspunkt aus als partielle Aeusserungen des Geschlechtstriebes betrachtet werden, als infantile Bruchstücke der Sexualität, zu denen normalerweise während der weiteren Entwicklung unter dem Einfluss der Geschlechtsdrüse neue Komponenten hinzutreten. Jedoch nicht alle diese infantilen Bruchstücke der Sexualität brauchen unbedingt Geschlechtsmerkmale zu sein. In Analogie zu manchen körperlichen Geschlechtsmerkmalen ist es sehr wohl denkbar, dass manche infantile Bruchstücke der Sexualität asexuelle Triebe darstellen, die erst später zu Merkmalen des sexuellen Ganzen werden, wie etwa das Gefieder und die Sporen der asexuellen Form der Hühnervögel später ein charakteristisches Merkmal des männlichen Typus werden. Wir könnten uns denken, dass asexuelle Triebe, in gleicher Weise wie ein asexuelles Soma, in den Dienst der sexuellen Betätigung gestellt werden.

Bleiben die infantilen Bruchstücke der Sexualität — ob es sich nun um asexuelle Komponenten handelt oder um solche, die von den Geschlechtsdrüsen gestaltet werden, — über die normale Zeit hinaus oder für die ganze Dauer des weiteren Lebens mehr oder weniger isoliert, fügt die Geschlechtsdrüse nicht alle normalen Teile an die infantilen Bruchstücke an, so muss ein Zerrbild von Sexualität entstehen. Es ist schwer, die Beziehungen der Triebhandlungen des perversen Erwachsenen zur Sexualität zu erkennen, weil der psychische Inhalt der Triebhandlungen so überaus vielgestaltig ist, so vielgestaltig wie die ganze äussere Welt, welche den Triebhandlungen ihr jeweiliges Gepräge, ihnen Objekt und Ausdrucksform gibt. Schon der normale Erwachsene erfüllt seine vollentwickelte sexuelle Libido mit einem sehr vielgestaltigen psychischen Inhalt: der Fe-

[1]) Es sei in diesem Zusammenhang verwiesen auf: Freud, Drei Abhandlungen zur Sexualtheorie. 3. Aufl. Leipzig u. Wien 1915. — Jung, Versuch einer Darstellung der psychoanalytischen Theorie. Leipzig u. Wien 1913.

tischismus wurzelt tief in der ganzen Struktur des Geschlechtstriebes des Menschen. Und es ist leicht begreiflich, dass der spezielle psychische Inhalt, der eine rudimentär gebliebene sexuelle Libido erfüllt, noch viel weniger an ganz bestimmte Objekte der Aussenwelt gebunden sein wird, sich noch viel weniger in ganz bestimmten Handlungen auslösen wird, als die streng auf das andere Geschlecht und auf ein bestimmtes Ziel gerichtete Libido des normalen Erwachsenen. Der psychologischen Analyse kann es darum nur unter Ueberwindung der grössten Schwierigkeiten gelingen, die Beziehung vieler Triebhandlungen zur Sexualität nachzuweisen.

Mit diesen Ausführungen wird ausdrücklich betont, dass man das psycho-sexuelle Verhalten des Menschen nicht allein aus den innersekretorischen Wirkungen der Geschlechtsdrüse erklären kann. Dass die äusseren Faktoren bei der Determinierung des psychosexuellen Verhaltens des Menschen eine grosse Rolle spielen müssen, geht schon daraus hervor, dass die äusseren Faktoren, welche die Psyche gestalten, das Substrat selber, d. h. das zentrale Nervensystem verändern, auf das die Geschlechtsdrüse durch ihr inneres Sekret wirkt. Aber auf der anderen Seite muss man zugeben, dass es für die Analyse des psycho-sexuellen Verhaltens des Menschen ganz unerlässlich ist, auch die Gesetze der innersekretorischen Wirkung der Geschlechtsdrüse in Betracht zu ziehen, wozu es jedoch noch weiterer Forschung über die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen beim Menschen bedarf.

IV. Kapitel.

Die männliche Pubertätsdrüse.

Aus den Tatsachen, über die im III. Kapitel berichtet wurde, hat sich ergeben, dass die Geschlechtsdrüsen bei allen Wirbeltieren und bei einigen Wirbellosen eine gestaltende und erhaltende Wirkung auf die Geschlechtsmerkmale durch innere Sekretion ausüben. Da nun am Aufbau der Geschlechtsdrüsen verschiedene Gewebe beteiligt sind, so fragt es sich, welche Gewebe den innersekretorischen Apparat der Geschlechtsdrüsen darstellen. Früher wurde die innersekretorische Wirkung des Hodens auf Stoffe zurückgeführt, die aus dem generativen Anteil desselben stammen. Diese Auffassung ist in den letzten Jahren erschüttert worden. Durch eine ganze Reihe von Untersuchungen wurde wahrscheinlich gemacht, dass die sogenannten Leydig'schen Zellen des Hodens, die „Zwischensubstanz" oder die „Zwischenzellen", die im Bindegewebe eingebettet zwischen den Samenkanälchen liegen [1]) (Abb. 50),

[1]) Leydig, Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugetiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. B. 2. 1850. — Leydig sagt in seiner ersten Beschreibung der Zwischenzellen zusammenfassend: „Aus der vergleichenden Histologie des Hodens hat sich ergeben, dass ausser den Samenkanälchen, Gefässen und Nerven sich noch ein konstanter Bestandteil im Säugetierhoden findet, eine zellenähnliche Masse nämlich, welche, wenn sie nur in geringer Menge vorhanden ist, dem Laufe der Blutgefässe folgt, die Samenkanälchen aber allenthalben einbettet, wenn sie an Masse sehr zugenommen hat. Ihr Hauptbestandteil sind Körperchen von fettartigem Aussehen, in Essigsäure und Natr. caust. unveränderlich, farblos oder gelblich gefärbt." Vgl. l. c. S. 47. — Vgl. auch Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857. S. 495. — Eine zusammenfassende Darstellung der Histologie der Zwischenzellen, unter Berücksichtigung der historischen Entwicklung unserer Kenntnis auf diesem Gebiete, haben Ancel und Bouin geliefert im ersten Teil ihrer Arbeit „Recherches sur les cellules interstitielles du testicule chez les mammifères". Arch. de Zool. expérim. I. 1903.

bei den Säugetieren die innersekretorischen Funktionen besorgen können, die wir den Geschlechtsdrüsen zuschreiben: die Gestaltung und Erhaltung der Geschlechtsmerkmale im Säugetierorganismus findet auch dann statt, wenn der generative Anteil des Hodens und die Sertoli'schen Zellen vollständig degeneriert sind. Im Gegensatz dazu liegt kein einziger positiver Beweis dafür vor, dass der spermatogene Teil des Hodens bei den Säugetieren innersekretorisch wirksam ist. Wenn es natürlich auch

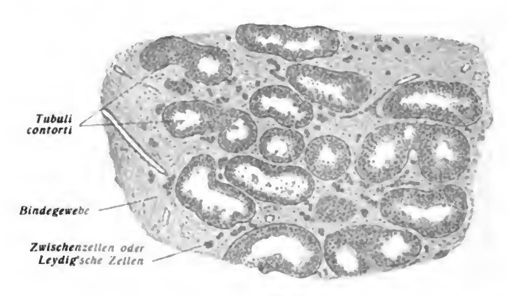


Abb. 50.

Querschnitt durch den Hoden eines 22jährigen Mannes. Fixiert in Zenker'scher Flüssigkeit. Haematoxylin-Färbung. 50mal vergrössert. Nach Stöhr.

möglich ist, dass auch dem spermatogenen Anteil des Hodens und den Sertoli'schen Zellen bei den Säugetieren irgendwelche innersekretorische Funktionen zukommen, so ist das auf Grund verschiedener Versuche doch sehr wenig wahrscheinlich. Die Autoren, vor allem Bouin und Ancel, haben darum mit gutem Recht die Leydig'schen Zellen als den eigentlichen innersekretorischen Apparat im Hoden der Säugetiere angesprochen. Bouin und Ancel haben die Zwischenzellen in diesem Zusammenhang als die „interstitielle Drüse“ bezeichnet, während Steinach sie „Pubertätsdrüse“ genannt hat. Ich werde später (vgl. Kap. XI, D) zu begründen versuchen, warum der Ausdruck „Pubertätsdrüse“ vorzuziehen ist.

Bei den anderen Wirbeltieren und den wirbellosen Arten ist eine innersekretorische Funktion von Zwischenzellen im Hoden mit Sicherheit niemals nachgewiesen worden. Es liegen jedoch meines Wissens keine systematischen Untersuchungen in dieser Richtung vor, wenn auch für manche Arten, so für die Vögel, die Frage von mehreren Autoren bearbeitet worden ist.

A. Die männliche Pubertätsdrüse der Säugetiere.

Den Nachweis, dass die Zwischenzellen die innersekretorische Funktion der Geschlechtsdrüse bei den Säugetieren besorgen können, hat man zu erbringen versucht namentlich durch die experimentelle Ausschaltung des generativen Anteils des Hodens. Da jedoch dabei in der Regel eine Isolierung der interstitiellen Drüse oder der Pubertätsdrüse nicht erzielt wird, insofern die Sertoli'schen Zellen gewöhnlich erhalten bleiben, hat man die Lehre von der innersekretorischen Funktion der Zwischenzellen noch durch eine Reihe anderer Beobachtungen zu stützen versucht. Mit den Versuchen, die zu einer mehr oder weniger vollständigen Ausschaltung des spermatogenen Anteils des Hodens bei den Säugetieren führen, und mit den Beobachtungen, welche die Funktion der Zwischenzellen und der Sertoli'schen Zellen auseinander zu halten gestatten, wollen wir uns in diesem Kapitel eingehender befassen.

1. Die Unterbindung des Vas deferens.

Die ersten Aufschlüsse über die Funktion der Zwischenzellen des Hodens verdanken wir Ancel und Bouin[1]), die bei Hunden, Kaninchen und Meerschweinchen die Unterbindung der Vasa deferentia vorgenommen haben. Ancel und Bouin konnten feststellen, dass die Spermatogenese etwa ein halbes Jahr nach der Unterbindung des Vas deferens aufhört (Abb. 51 und 52). Dagegen bleiben die Sertoli'schen Zellen und das Zwischengewebe erhalten. Das Zwischengewebe kann sogar vermehrt sein. Da bei Tieren, denen

[1]) Ancel et Bouin, Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des mammifères. Arch. de Zool. expérim. I. 1903. — Recherches sur la signification physiologique de la glande interstitielle du testicule chez les mammifères. Journal de Physiol. et Pathol. génér. T. VI. 1904.

man die Vasa deferentia unterbindet und bei denen das spermatogene Gewebe in den Hoden schliesslich ganz geschwunden ist, irgend welche Kastrationsfolgen in der Gestaltung der Geschlechtsmerkmale nicht eintreten, so muss geschlossen werden, dass die Anwesenheit von generativem Gewebe in der Geschlechtsdrüse für die innersekretorische Funktion derselben nicht nötig ist. Die Versuche von Ancel und

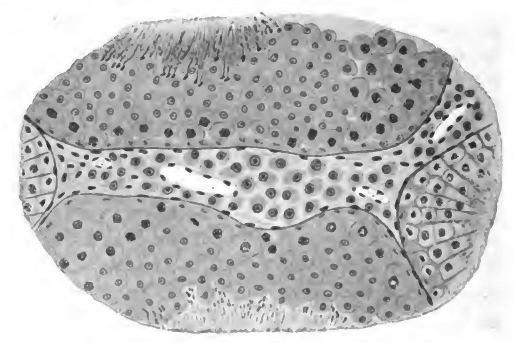


Abb. 51.

Querschnitt durch den Hoden eines erwachsenen Meerschweinchens. Fixiert in Formol-Pikrinsäure. Gefärbt mit Hämalaun und Methyleosin. 400mal vergrössert. In den Samenkanälchen sieht man die Spermatogenese in vollem Gange. Zwischen den Samenkanälchen sieht man die Zwischenzellen, die um die Kapillaren herum gelagert sind. Nach Ancel und Bouin.

Bouin sind an anderen Tieren wiederholt worden: so von Tandler und Groß[1]) beim Rehbock, von Steinach[2]) bei der Ratte. Die Autoren konnten den Befund von Ancel und Bouin bestätigen[3]).

[1]) Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913.

[2]) Steinach, Willkürliche Umwandlung usw. Pflügers Archiv, B. 144, 1912, Vgl. S. 74.

[3]) Die Durchschneidung der Vasa deferentia wurde auch beim Menschen vorgenommen, zu Anfang zur Heilung der Prostatahypertrophie. Dass dieser Eingriff bei der Prostatahypertrophie erfolglos bleiben musste, ist nach den jetzt vorliegenden Tierversuchen ohne weiteres klar. In jüngster Zeit wird die Durch-

Bei der Unterbindung des Vas deferens tritt die Degeneration der Samenkanälchen erst nach längerer Zeit ein und noch Monate lang nach der Unterbindung kann eine Regeneration von Samenkanälchen vorkommen. Es ist also der Einwand möglich, dass die Wirkung des spermatogenen Anteils des Hodens in diesen Versuchen nicht ganz ausgeschaltet war. Diesem Einwand begegnen jedoch Versuche von Tandler und Groß am Rehbock. Beim Reh

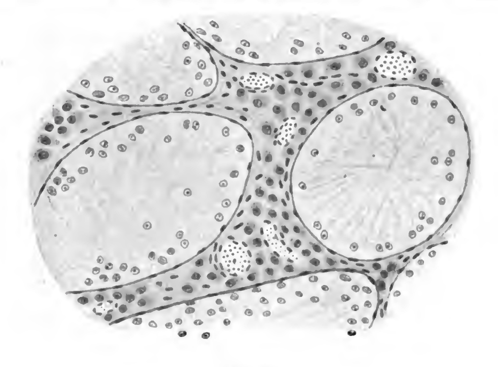


Abb. 52.
Querschnitt durch den Hoden eines Meerschweinchens, 78 Tage nach der Unterbindung des Vas deferens. Fixiert und gefärbt wie Abb. 51. 400mal vergrössert. In den Samenkanälchen fehlt das spermatogene Gewebe vollständig; die Samenkanälchen enthalten nur Sertoli'sche Zellen. Die Zwischenzellen sind gut erhalten. Nach Ancel und Bouin.

ist die Beobachtung des Geweihes ein gutes Mittel, um zu beurteilen, ob die Geschlechtsdrüsen ihre innersekretorische Funktion ausgeübt haben oder nicht, denn das abgeworfene Geweih wird beim Kastraten nicht neu gebildet. Tandler und Groß haben nun ge-

schneidung der Vasa deferentia in den Vereinigten Staaten von Nordamerika bei Geisteskranken und Verbrechern vorgenommen, um sie steril zu machen und eine sozial schädliche Fortpflanzung zu verhindern. Näcke (Ueber Familienmord durch Geisteskranke. Halle a. S. 1908. Vgl. S. 62) ist eifrig für die Anwendung dieser Methode eingetreten. Auch in der Schweiz ist einigemal die Durchschneidung der Vasa deferentia bei geisteskranken Verbrechern ausgeführt worden.

funden, dass beim Rehbock, dem beide Vasa deferentia unterbunden und durchschnitten wurden und bei dem, wie die nachfolgende mikroskopische Untersuchung ergab, eine vollständige Degeneration der Samenkanälchen eingetreten war, noch ein ganzes Jahr nach der Unterbindung eine Neubildung des Geweihes eintrat[1]).

Die Ausschaltung des generativen Anteils des Hodens durch eine Unterbindung der Vasa deferentia bedeutet jedoch, wie erwähnt, noch nicht eine Isolierung der Zwischenzellen. Denn von den Elementen, die am Aufbau der Samenkanälchen beteiligt sind, bleiben nach der Unterbindung die Sertoli'schen Zellen kürzere oder längere Zeit erhalten. Es ist also noch zu entscheiden, ob die innersekretorische Wirkung von den Zwischenzellen, den Sertoli'schen Zellen oder von beiden zusammen ausgeübt wird.

Es liegen mehrere Befunde vor, die dagegen sprechen, dass die Sertoli'schen Zellen bei der inneren Sekretion des Hodens eine Rolle spielen. Ancel und Bouin[2]) exstirpierten Kaninchen auf der einen Seite den Hoden und unterbanden ihnen auf der anderen Seite das Vas deferens, in der Erwartung, durch diese Versuchsanordnung eine kompensatorische Hypertrophie derjenigen Elemente zu erzielen, denen die Aufgabe der inneren Sekretion zukommt. Es ergab sich, dass nur die Zwischenzellen in Wucherung geraten, während die Zahl der Sertoli'schen Zellen unverändert bleibt. Die Zwischenzellen weisen dabei alle Zeichen einer grossen sekretorischen Aktivität auf. Sie sind deutlich um die Blutgefässe orientiert, um die sie dicke Lager bilden. Sand[3]) hat diesen Versuch von Ancel und Bouin an Kaninchen und Meerschweinchen nachgeprüft. Auch er konnte feststellen, dass die einseitige Kastration zu einer mächtigen Hypertrophie der Leydig'schen Zellen im zurückgebliebenen Hoden, dessen Vas deferens unterbunden wurde, führt, während die Samen-

---

[1]) Tandler und Groß, l. c. S. 105.

[2]) Ancel et Bouin, Recherches sur le rôle de la glande interstitielle du testicule. Hypertrophie compensatrice expérimentale. C. r. Acad. Sc. t. 137, 1903, p. 1289. — La glande interstitielle a seule, dans le testicule, une action générale sur l'organisme. C. r. Acad. Sc. t. 138, 1904, p. 110.

[3]) Sand, Experimentelle Studier over Kœnskarakterer hos Pattedyr. Kopenhagen 1918. Vgl. S. 104 und 208.

zellen schwinden und die Sertoli'schen Zellen zum Teil degenerieren. Die Geschlechtsmerkmale waren bei den Versuchstieren von Sand normal entwickelt, der Geschlechtstrieb war besonders gross. Ob es sich aber in diesen Versuchen wirklich um eine „kompensatorische Hypertrophie" der Leydig'schen Zellen handelt, wie Ancel und Bouin annehmen, ist allerdings noch nicht ganz sicher. Das zeigt der folgende Versuch von Sand. Wird bei jugendlichen Meerschweinchen oder Ratten, bei denen die Spermatogenese noch nicht zur Reife gelangt ist, unter möglichster Schonung der Blutgefässe und Nerven, das Vas deferens unterbunden, so kann sich auch der spermatogene Anteil des Hodens einige Zeit normal weiter entwickeln, um erst beim ausgewachsenen Tier die charakteristischen Merkmale der Degeneration aufzuweisen. Wird nun gleichzeitig mit der einseitigen Unterbindung des Vas deferens die Kastration auf der anderen Seite ausgeführt, so hypertrophiert der zurückgebliebene Hoden zunächst als ein Ganzes, indem er, trotz seines normalen histologischen Bildes, d. h. ohne dass die Leydigschen Zellen im mikroskopischen Bilde dominieren, ein grösseres Gewicht hat als der Hoden eines normalen gleichaltrigen Tieres. Sand hat auf Grund dieses Befundes mit Recht auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die sich der Deutung von Ancel und Bouin entgegenstellen. Die Verhältnisse liegen vielleicht komplizierter, als Ancel und Bouin ursprünglich angenommen haben. Ribbert[1]) hat übrigens schon vor längerer Zeit nachgewiesen, dass auch bei einseitiger Kastration, ohne Unterbindung des Vas deferens des zurückgebliebenen Hodens, eine Hypertrophie des ganzen Hodens zustandekommt. Die Frage der „kompensatorischen Hypertrophie" der verschiedenen Elemente des Hodens muss noch weiter experimentell verfolgt werden.

Führt man die Unterbindung der Vasa deferentia bei jungen Kaninchen im Alter von 7 bis 8 Wochen aus[2]), so wachsen die Tiere

[1]) Ribbert, Ueber die kompensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen. Virchows Archiv, B. 120. 1890. — Vgl. auch Exner, Physiologie der männlichen Geschlechtsfunktionen. Handbuch der Urologie, B. I. Wien 1903. S. 228 u. ff.

[2]) Ancel et Bouin, L'infantilisme et la glande interstitielle du testicule. C. r. Acad. Sc. t. 138. 1904, p. 231.

zuweilen als Kastraten heran. Der Penis dieser Tiere ist sehr dünn und nicht erigierbar, die Glans penis kann nicht aus dem Praeputium vorgestülpt werden. Untersucht man bei solchen Tieren die Hoden, so findet man, dass, ähnlich wie beim erwachsenen Tier mit unterbundenen Vasa deferentia, der generative Anteil sich nicht weiter entwickelt hat und in einem embryonalen Zustand verharrt, dass hier aber auch die Zwischenzellen sich in einem Stillstand der Entwicklung befinden. Die Zahl der Zwischenzellen ist gering und es sind in ihnen keine Zeichen von Sekretion vorhanden. Dagegen findet eine Pigmentierung in den Zwischenzellen statt, was als Zeichen einer Degeneration aufgefasst werden könnte. Ancel und Bouin sehen in diesen Befunden einen neuen Beweis für die Richtigkeit ihrer Auffassung, dass allein die Zwischenzellen die innersekretorischen Elemente des Hodens sind.

Für die innersekretorische Funktion der Zwischenzellen würde auch die Beobachtung von Lacassagne[1]) sprechen, dass nach der Unterbindung der Vasa deferentia der Geschlechtstrieb beim Kaninchen an Intensität zunimmt. Man könnte annehmen, dass das eine Wirkung der gewucherten Zwischenzellen ist. Auch Sand gibt an, dass bei einer starken Hypertrophie der Zwischenzellen der Geschlechtstrieb besonders intensiv ist[2]). Ferner haben Ancel und Bouin bei kryptorchen Tieren (Schweinen), Steinach und neuerdings Sand bei Transplantationstieren (Ratten) eine gesetzmässige Beziehung festgestellt zwischen der Menge der Zwischenzellen im kryptorchen bezw. transplantierten Hoden und dem Grade der Ausbildung der Geschlechtsmerkmale. Wir kommen später eingehender auf diese Befunde zurück[3]). All das spricht dafür, dass die Sertoli'schen Zellen ebensowenig wie der generative Anteil für die innere Sekretion des Hodens von Bedeutung sind und dass nur den Zwischenzellen jene Rolle zukommt, welche der Hoden als innersekretorisches Organ spielt.

[1]) Lacassagne, Etude histologique et physiologique des effets produits sur l'ovaire par les rayons X. Thèse méd. de Lyon. 1913. Vgl. p. 213.

[2]) Sand, l. c. S. 104.

[3]) Vgl. Abschnitt 2 und 3.

2. Der Kryptorchismus.

Es ist schon seit langem bekannt, dass bei Menschen mit beiderseitigem Kryptorchismus Sterilität vorhanden sein kann, ohne dass die somatischen Geschlechtsmerkmale oder der Geschlechtstrieb unterentwickelt sind. Dieselbe Beobachtung hat man beim Tier gemacht, namentlich beim Pferd. Ein Hengst mit einseitigem Kryp-



Abb. 53.
Schnitt durch den kryptorchen Hoden eines 29jährigen Mannes. Hämatoxylin-Eosin-Färbung. Man sieht die atrophischen Samenkanälchen, in denen die Spermatogenese vollständig fehlt. Die Sertoli'schen Zellen sind gut erhalten. Im Bindegewebe zwischen den Samenkanälchen sieht man die Leydig'schen Zellen, die zum Teil in grösseren Anhäufungen, zum Teil einzeln liegen. Nach einem Präparat von Steinach (noch nicht veröffentlicht).

torchismus behält nach Entfernung des anderen, normalen Hodens Hengstcharakter und wird erst nach Entfernung auch des kryptorchen Hodens zum Wallach. Zahlreiche Untersuchungen haben nun ergeben, dass der kryptorche Hoden bei Mensch und Tier häufig kein samenbildendes Gewebe enthält (Abb. 53). Der kryptorche Hoden

besteht in diesen Fällen allein aus Zwischenzellen und Sertoli'schen Zellen. Es ist aber auch der Fall möglich, dass der Kryptorchismus Kastrationsfolgen bedingt. Es handelt sich dann um eine vollständige Sklerosierung des Hodens, die mit einem Schwund der Zwischenzellen einhergeht. So bieten die Beobachtungen über Kryptorchismus weitere Beweise dafür, dass die innersekretorische Funktion der männlichen Geschlechtsdrüse nicht auf der Funktion des spermatogenen Anteils des Hodens beruht und dass wahrscheinlich die Zwischenzellen die innersekretorischen Elemente des Hodens sind. Sand[1]) hat diese Auffassung durch seine Beobachtungen über die Folgen des experimentellen Kryptorchismus bekräftigt, den er bei Kaninchen, Meerschweinchen und Ratten herstellte, indem er die Hoden durch den bei diesen Tieren offenen Leistenkanal in die Bauchhöhle schob, das Gubernaculum löste und den Leistenkanal durch eine Tabaksbeutelsutur schloss. Sowohl bei einseitigem, als bei doppelseitigem experimentellem Kryptorchismus fand Sand eine weitgehende Atrophie der Samenkanälchen und eine Hypertrophie der Zwischenzellen; Kastrationsfolgen waren nicht vorhanden.

Regaud und Policard[2]) haben schon im Jahre 1901 auf Grund der Beobachtungen über Kryptorchismus auf die innersekretorische Funktion der Zwischenzellen hingewiesen. Eingehendere Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kryptorchismus und Geschlechtsmerkmalen haben Ancel und Bouin ausgeführt[3]). Ein besonders geeignetes Beobachtungsmaterial bildet hier das Schwein. Man findet bei kryptorchen Schweinen grosse Unterschiede in der Ausbildung des Geschlechtsapparates. Ancel und Bouin konnten nun feststellen, dass beim kryptorchen Schwein der Geschlechtsapparat umso besser ausgebildet ist, je mehr Zwischenzellen im Hoden vorhanden sind. Die stärkere oder schwächere Entwicklung des Zwischengewebes

[1]) Sand, l. c. S. 109 u. ff.

[2]) Regaud et Policard, Etude comparative du testicule du porc normal, impubère et ectopique au point de vue des cellules interstitielles. C. r. Soc. Biol. 1901, p. 450.

[3]) Ancel et Bouin, De la glande interstitielle du testicule des mammifères. Journal de physiologie et pathologie génér. t. VI. 1904, p. 1044 u. ff.

im kryptorchen Hoden des Schweines kommt im grösseren oder geringeren Gewicht des Hodens zum Ausdruck, und man erhält zwei parallele Reihen, wenn man die kryptorchen Hoden nach ihrem Gewicht und die Geschlechtsorgane nach ihrer Grösse gruppiert. Ein solcher Befund ist für die Auffassung der Zwischenzellen als Pubertätsdrüsenzellen von grundlegender Bedeutung, und das sollte Veranlassung genug sein, die Untersuchungen von Ancel und Bouin nachzuprüfen. In den nächsten Abschnitten, ebenso im V. und VI. Kapitel werden wir wieder Gelegenheit haben, das Problem der Pubertätsdrüse von quantitativen Gesichtspunkten zu betrachten.

In demselben Sinne, wie die erwähnten Beobachtungen an kryptorchen Schweinen, sprechen auch Versuche von Ancel und Bouin[1]), in welchen bei einseitig kryptorchen Schweinen im Alter von 6 Wochen der normale Hoden entfernt wurde. Im kryptorchen Hoden (Abb. 54 und 55) zeigte sich später eine ausgesprochene Hypertrophie der Zwischenzellen, während die Zahl der Sertoli'schen Zellen unverändert blieb. Das Gewicht des hypertrophierten Hodens war im Durchschnitt ungefähr doppelt so gross als das Gewicht eines kryptorchen Hodens bei Vorhandensein eines zweiten, normalen Hodens. Sand (l. c., S. 117, 118 und 212) hat die Befunde von Ancel und Bouin an Kaninchen und Meerschweinchen mit einseitigem experimentellem Kryptorchismus, denen er den zweiten Hoden exstirpierte, bestätigt. In diesen Versuchen von Sand, in denen somit ein einseitiger Kryptorchismus mit einer einseitigen Kastration kombiniert wurde, wog der kryptorche Hoden bis $2^1/_2$ Mal so viel als der kryptorche Hoden von Tieren, welchen der normale Hoden belassen wurde. Auch in den Versuchen von Sand war das Zwischengewebe deutlich hypertrophisch, während die Sertoli'schen Zellen in den atrophischen Samenkanälchen nicht vermehrt waren. Bei der Deutung dieser Befunde stossen wir jedoch auf die gleichen Schwierigkeiten wie bei den Versuchen, in welchen die einseitige Unterbindung des

[1]) Ancel et Bouin. L'apparition des caractères sexuels secondaires est sous la dépendance de la glande interstitielle. C. r. Acad. Sc. t. 138. 1904, p. 168.

Vas deferens mit der andersseitigen Kastration kombiniert wurde (vgl. S. 135).

Einen weiteren Beweis dafür, dass die innere Sekretion des Hodens nicht vom samenbildenden Gewebe besorgt wird, liefert der im III. Kapitel beschriebene Fall von Lichtenstern. Hier

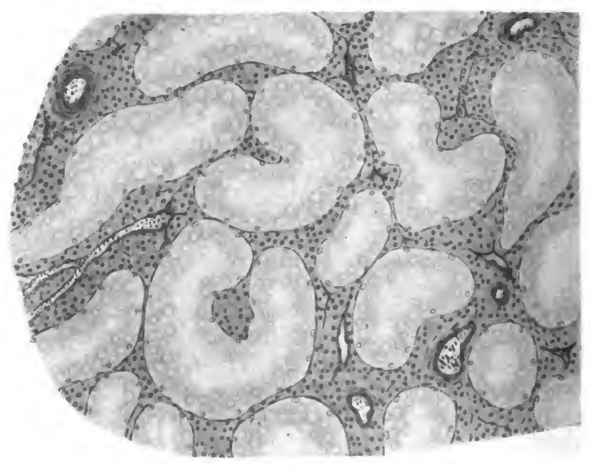


Abb. 54.
Kryptorcher Hoden vom Schwein (bilateraler Kryptorchismus). Fixiert in Bichromat-Essigsäure. Gefärbt mit Hämalaun, Aurantia und Methyleosin. 200mal vergrössert. Vollständiges Fehlen der Spermatogenese; die Samenkanälchen enthalten nur Sertoli'sche Zellen. Die Zwischenzellen gut erhalten; ihre Menge ist normal. Nach Ancel und Bouin.

wurden die Folgen der Kastration behoben durch Implantation eines kryptorchen Hodens. Die mikroskopische Untersuchung des von Lichtenstern implantierten Hodens hat ergeben, dass die Samenkanälchen in ihm atrophisch, die Samenzellen völlig geschwunden waren. Die Zwischenzellen waren stark gewuchert.

In allen diesen Fällen waren neben den Zwischenzellen auch noch

die Sertoli'schen Zellen im Hoden erhalten. Gegen diese Beweismittel muss man darum den Einwand erheben, dass zwar die innersekretorische Funktion der Zwischenzellen deutlich aus ihnen hervorgehe und dass sie zwar gegen eine Anteilnahme der Sertoli'schen Zellen an der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen sprechen,



Abb. 55.

Kryptorcher Hoden von einem unilateral kryptorchen Schwein, dem der normale Hoden entfernt wurde. Fixation und Färbung wie oben. 200mal vergrössert. Die Zwischenzellen sind stark vermehrt, während die Zahl der Sertoli'schen Zellen unverändert geblieben ist. Nach Ancel und Bouin.

dass sie diese Anteilnahme jedoch nicht völlig ausschliessen. Aber Ancel und Bouin[1]) haben einen Fall von Kryptorchismus beim Schwein beobachtet, bei welchem in den Hoden auch die Sertoli'schen Zellen nicht mehr vorhanden waren. Und doch waren alle Geschlechtsmerkmale auch bei diesem Tier, das im Alter von

[1]) Ancel et Bouin, Tractus génital et testicule chez le porc cryptorchide. C. r. Soc. Biol. 1904. Ier sem., p. 281.

sechs Monaten getötet wurde, in normaler Weise entwickelt. Auf Grund der Beweismittel, die der Kryptorchismus uns liefert, dürfen wir nach alledem schliessen, dass die Sertoli'schen Zellen, wie schon die Befunde an Tieren mit durchschnittenen Vasa deferentia es wahrscheinlich gemacht hatten, ebensowenig wie die samenbildenden Zellen für die innersekretorische Funktion des Hodens notwendig sind.

3. Das Verhalten des Hodens bei der Transplantation.

Bei der Besprechung der Transplantationsversuche von Steinach an Ratten haben wir erwähnt, dass in denjenigen Fällen, wo der Hoden gut angeheilt war und eine Entwicklung des Tieres zur vollen Männlichkeit stattgefunden hatte, die Hoden sich äusserlich nicht von normalen unterschieden. Sie waren nur etwas kleiner und, bei subkutaner Transplantation, etwas abgeplattet, was wohl durch den Druck der Haut auf den weichen Hoden zu erklären ist. Die histologische Untersuchung des transplantierten Hodens[1]) ergibt, dass das spermatogene Gewebe in ihnen nicht zur normalen Entwicklung gelangt ist. Soweit Samenkanälchen überhaupt zur Entfaltung kommen, bilden sie sich später zurück. Man überzeugt sich davon, wenn man Transplantate zu verschiedenen Zeiten nach der Transplantation histologisch untersucht. Je weiter man sich vom Zeitpunkt der Transplantation entfernt, desto weiter ist der Schwund des spermatogenen Gewebes fortgeschritten. Die Samenkanälchen schrumpfen und werden kleiner. Schliesslich sind von den Samenkanälchen nur noch die Sertoli'schen Zellen vorhanden (Abb. 56, 57 und 58). Ganz anders verhält sich das Zwischengewebe. Im normalen Hoden der Ratte (Abb. 56) sieht man zwischen den Samenkanälchen ein feines Netz von bindegewebigen Fasern, zwischen welche hie und da einzelne Leydig'sche Zellen oder kleine Nester von solchen eingesprengt sind. Im transplantierten Hoden kommen die Leydig'schen Zellen zu einer ganz ausser-

[1]) Steinach, Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung. Archiv für Entwicklungsmechanik, B. 42. 1916.

ordentlichen Vermehrung (Abb. 57 und 58). Die gewucherten Zellen des Zwischengewebes bilden eine kompakte Masse, die in dicken Strängen zwischen den degenerierten Samenkanälchen zu liegen kommt und die geschrumpften Samenkanälchen weit auseinander schiebt. Hinter den gewucherten Zellen des Zwischengewebes tritt das bindegewebige Fasernetz ganz zurück. Die Menge der Zwischenzellen ist im transplantierten Hoden augenscheinlich um ein Vielfaches grösser als im normalen.



Abb. 56.
Querschnitt durch den normalen Hoden einer etwa 9 Monate alten Ratte. 100mal vergrössert. In den Samenkanälchen Spermatogenese; spärlich entwickeltes Zwischengewebe. Der freie Raum zwischen den Samenkanälchen und dem Zwischengewebe ist ein Kunstprodukt. Nach Steinach.

Aus der Tatsache, dass die Tiere, bei denen eine Transplantation der Hoden vorgenommen wurde, sich zur vollen Männlichkeit entwickelten, trotzdem das samenbildende Gewebe in den transplantierten Hoden nicht nur in der Weiterentwicklung aufgehalten, sondern sogar degeneriert war, folgt, dass die innersekretorische Wirkung der Geschlechtsdrüse nicht von dem samenbildenden

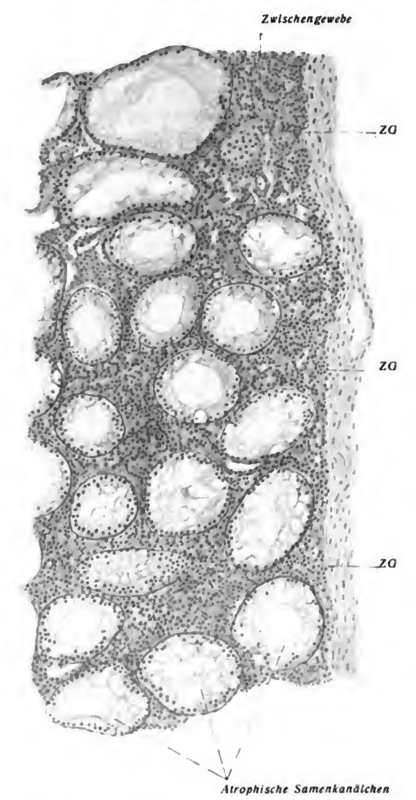


Abb. 57.

Querschnitt durch den autotransplantierten Hoden der Ratte. 100mal vergrössert. Das Transplantat war etwa 8 Monate alt. Man sieht die atrophischen Samenkanälchen, die nur Sertoli'sche Zellen enthalten und deren bindegewebige Hülle verdickt ist. Das Zwischengewebe (ZG) ist sehr stark vermehrt. Das Präparat stammt von einem Bruder des Tieres, dessen Hoden in Nr. 56, bei derselben Vergrösserung, abgebildet ist. Nach Steinach.

Gewebe ausgeht. Es ist eine Entwicklung zur vollen Männlichkeit möglich, ohne dass auch nur eine einzige Samenzelle im transplantierten Hoden vorhanden ist. Dieser Befund drängt wiederum zum Schluss, dass den innersekretorisch wirksamen Teil der männlichen Geschlechtsdrüse nicht das spermatogene Gewebe bildet.

Gegen diesen Schluss ist der Einwand berechtigt, dass die

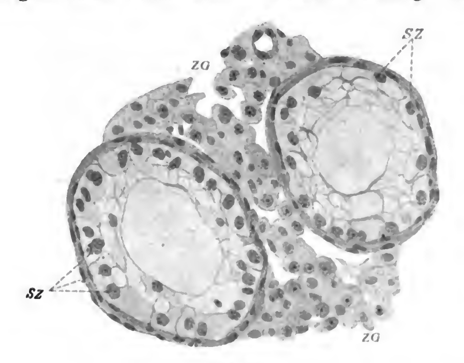


Abb. 58.
Hodentransplantat bei stärkerer Vergrösserung (470mal). Man sieht die atrophischen Samenkanälchen, die nur Sertoli'sche Zellen enthalten. Zwischen den Samenkanälchen stark vermehrte Leydig'sche Zellen, zum Teil mit sekretorischen Einschlüssen. Nach Steinach.

Degeneration und der völlige Schwund des samenbildenden Anteils des Hodens allmählich vor sich geht und dass dieser Anteil des Hodens noch Zeit gehabt haben mag, seine Wirkung im Organismus des Tieres auszuüben. Steinach[1]) ist diesem Einwand mit folgender Versuchsanordnung begegnet. Jugendliche Rattenmännchen wurden kastriert. In diese Rattenmännchen wurden Hoden implantiert, die älteren Rattenmännchen entnommen wurden, bei denen früher die Autotransplantation der Hoden ausgeführt

[1]) Steinach, Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung. Arch. f. Entw.-Mech. B. 42, 1916.

wurde. Diese Hoden enthielten kein samenbildendes Gewebe mehr, sondern nur noch Zwischenzellen und Sertoli'sche Zellen. Die Implantation dieser allein aus Zwischengewebe und Sertoli'schen Zellen bestehenden Hoden genügte, um die Entwicklung der Kastraten zur vollen Männlichkeit anzuregen. Einen solchen Versuch stellt auch die Transplantation eines kryptorchen Hodens auf den kastrierten Mann dar (vgl. S. 99 u. ff.). In diesen Versuchen kann nicht die Rede davon sein, dass das samenbildende Gewebe des Hodens die innersekretorische Wirkung der Geschlechtsdrüse besorgt hätten.

Das Transplantat verharrt nach Steinach nicht dauernd in demselben Zustand. Nach einigen Monaten kommt es zu einer Degeneration auch der Sertoli'schen Zellen, die nach Sand sogar schon recht frühzeitig Zeichen von Degeneration aufweisen. Die Samenkanälchen fallen dann ganz zusammen, sie schmelzen ein, und der Hoden besteht nunmehr nur aus Zwischenzellen — er ist zu einer isolierten Pubertätsdrüse geworden[1]). Aber schon nach kurzer Zeit beginnen weitere Veränderungen im Transplantat. Es kommt zu einer Wucherung des Bindegewebes, von dem die Zwischenzellen eingeschnürt und bedrängt werden. Wenn die Leydig-schen Zellen auch noch monatelang inmitten des Bindegewebes erhalten bleiben, so kommt es schliesslich doch zu einer Degeneration derselben. Sollen in einem solchen Fall die Folgen der Kastration aufgehalten werden, so muss eine zweite oder auch eine dritte Hodentransplantation vorgenommen werden. In anderen Fällen wieder kann das Transplantat für die Dauer des ganzen Lebens erhalten bleiben.

Wir haben erwähnt, dass die Zwischenzellen im Transplantat

[1]) Steinach nennt auch das Transplantat, in welchem ausser dem Zwischengewebe noch die Sertoli'schen Zellen enthalten sind, eine „isolierte Pubertätsdrüse“ (l. c. p. 313). Diese Ausdrucksweise kann jedoch zu Missverständnissen Veranlassung geben und sie sollte darum, meiner Meinung nach, vermieden werden. Von einer isolierten Pubertätsdrüse darf man erst sprechen, wenn ausser den Zwischenzellen kein anderes spezifisches Hodengewebe im Präparat vorhanden ist, d. h. wenn neben den Zwischenzellen nur noch Bindegewebe, Blutgefässe und Nerven zu finden sind. Wie aus den Ausführungen in den letzten drei Abschnitten hervorgeht, ist eine solche „isolierte Pubertätsdrüse“, sowohl unter natürlichen als auch unter experimentellen Bedingungen, ein äusserst seltenes Vorkommnis.

stark vermehrt sind. Wenn nun die Zwischenzellen die Pubertätsdrüse darstellen, die durch innere Sekretion wirkt, so wäre zu erwarten, dass bei einer vermehrten Anzahl von Zwischenzellen sich auch eine vermehrte Pubertätsdrüsen-Wirkung bemerkbar machen werde. Wir haben oben erwähnt, dass Ancel und Bouin bei kryptorchen Schweinen einen Parallelismus zwischen der Entwicklung der Zwischenzellen und derjenigen der Geschlechtsmerkmale nachgewiesen zu haben glauben: je mehr Zwischenzellen im kryptorchen Hoden, desto grösser die zum Geschlechtsapparat gehörigen Organe. Im Einklang mit diesem Befund von Ancel und Bouin würde nun die Beobachtung von Steinach stehen, dass bei mehreren Ratten, bei welchen beide transplantierten Hoden gut angeheilt waren, sich ein übernormaler Begattungstrieb bemerkbar machte. Während ein normales Männchen nur brünstige Weibchen bespringt, erzwangen diese Tiere den Coitus sogar bei nichtbrünstigen Weibchen, die sich stark gegen den Aufsprung des Männchens wehrten. Bei anderen Tieren kam es zu einer Schrumpfung der transplantierten Hoden. Diese Tiere standen in der Ausbildung ihrer Geschlechtsmerkmale zwischen einem Kastraten und einem normalen Tier, sie hatten gewissermassen eine Zwischenstufe in der Entwicklung der Geschlechtsmerkmale erreicht: die Begattungsorgane waren zwar etwas gewachsen, es fehlte ihnen aber die Erektions- und Begattungsfähigkeit. So sprechen nach Steinach auch die Transplantationsversuche dafür, dass der Grad der Ausbildung der Geschlechtsmerkmale abhängig ist von der stärkeren oder schwächeren Entwicklung der Zwischensubstanz. Auch hier, wie schon bei der Besprechung der Beobachtungen von Ancel und Bouin, möchte ich darauf hinweisen, dass die grosse Bedeutung, die solchen Befunden für die ganze Lehre von der Pubertätsdrüse zukommt, es gebietet, die Untersuchungen in dieser Richtung weiter auszubauen.

Diese Zeilen waren schon geschrieben, als die Arbeit von Sand erschien. Sand[1]) hat die eben erwähnten Befunde von Steinach

[1]) Sand, Experimentelle Studier etc. Vgl. S. 74—95.

bestätigt und erweitert. Die Ergebnisse von Sand sind in der folgenden Uebersicht zusammengefasst:

Gruppe	Zahl der Versuche	Verhalten des transplantierten Hodens	Verhalten der Versuchstiere (Ratten)	Grad der innersekretorischen Wirkung
I	3	0 Spermatogonien + Sertoli'sche Zellen 0 Leydig'sche Zellen	Penis und Samenblasen atrophisch (Penislänge [1]) = 0,15 bis 0,5 cm.) Kein Coitus.	0 + keine oder sehr schwache [2]) Wirkung.
II	1	+ + Spermatogonien + + Sertoli'sche Zellen + Leydig'sche Zellen	Penis und Samenblasen atrophisch (Penislänge = 0,3 cm.) Kein Coitus.	+ sehr schwache Wirkung.
III	1	0 Spermatogonien + Sertoli'sche Zellen + + Leydig'sche Zellen	Penislänge = 0,7 cm, Samenblasen recht schmal, aber nicht atrophisch. Coitus.	+ + stärkere Wirkung.
IV	10	0 Spermatogonien + Sertoli'sche Zellen + + + Leydig'sche Zellen	Penis und Samenblasen normal entwickelt (Penislänge = 1,1 bis 1,4 cm.) Coitus.	+ + + sehr starke Wirkung.

Die Tiere der Gruppe I und II sind als Kastraten herangewachsen: in ihrem Transplantat waren die Zwischenzellen zugrundegegangen, was zuweilen vorkommt, oder nur in geringen Mengen vorhanden. Die Gegenwart von spermatogenem Gewebe und Sertoli'schen Zellen, auch wenn es sich um reichliche Mengen von solchen handelt, schützt nicht vor den Folgen der Kastration. Ist mehr Zwischengewebe vor-

[1]) Normale Penislänge = ca. 0,7 bis 1 cm.

[2]) Dass in einem Falle der Wert von 0,5 cm Penislänge erreicht werden konnte („schwache Wirkung"), obwohl keine Zwischenzellen vorhanden waren, erklärt sich wohl daraus, dass ja in sämtlichen Versuchen dieser Gruppe ursprünglich auch Zwischenzellen im Hoden enthalten waren und dass einige Zeit vergehen musste, bevor sie aus dem Transplantat schwanden. Es ist also von vornherein anzunehmen, dass auch in denjenigen Fällen, in denen die Zwischenzellen später ganz oder teilweise zugrundegehen, in der ersten Zeit eine innersekretorische Wirkung stattfindet.

handen, so kann eine fast normale Entwicklung des Geschlechtsapparates erreicht werden (Gruppe III), auch wenn kein spermatogenes Gewebe zugegen ist. Ist das Zwischengewebe gut entwickelt oder hypertrophisch, so sind die Geschlechtsmerkmale normal, in mancher Beziehung vielleicht sogar übernormal entwickelt (Gruppe IV). Bei dem jetzigen Stand unseres Wissens bleibt uns nur die Annahme übrig, dass allein die Leydig'schen Zellen das innersekretorische Element des Hodens sind und dass innerhalb bestimmter Grenzen der Grad der Ausbildung der Geschlechtsmerkmale von der Menge des Zwischengewebes abhängig ist[1]).

Auf Grund seiner Befunde an Ratten glaubt Steinach auch die Annahme machen zu dürfen, dass bei den höheren Lebewesen die individuellen Verschiedenheiten der sexuellen Veranlagung, sowohl in körperlicher als in psychischer Beziehung, durch quantitative Unterschiede in der Menge ihrer Pubertätsdrüsenzellen bestimmt werden. Wir kommen in einem späteren Kapitel auf diese Frage zurück[2]).

4. Das Verhalten des Hodens bei der Röntgenbestrahlung.

Seit die Röntgenbestrahlung in der Medizin Eingang gefunden hat, ist es bekannt, dass Personen, die sehr viel der Röntgenbestrahlung ausgesetzt sind, ihre Zeugungsfähigkeit einbüssen können, ohne irgend eine Beeinträchtigung in ihren körperlichen und psychischen Geschlechtsmerkmalen zu erfahren. Mehrere Autoren haben diese Verhältnisse auch am Versuchstier studiert und alle haben übereinstimmend festgestellt, dass infolge der Bestrahlung Sterilität eintritt, während die Begattungsfähigkeit keinen Schaden leidet[3]). Später haben Bergonié und Tribondeau[4]) gezeigt, dass infolge

---

[1]) Weitere Belege von Sand in dieser Richtung siehe in Kap. VI, B, 1 b.

[2]) Vgl. Abschnitt 5 dieses Kapitels und Kap. X.

[3]) Albers-Schönberg, Ueber eine bisher unbekannte Wirkung der Röntgenstrahlen auf den Organismus der Tiere. Münch. Mediz. Wochenschrift, 1903, p. 1859.

[4]) Vgl. die Arbeiten von Bergonié et Tribondeau in C. r. Soc. Biol. 1904, Sec. sem., p. 400, 592, 595 u. 1905, I[er] sem., p. 154, 155, 282, 678, 1078.

der Bestrahlung eine vollständige Degeneration des spermatogenen Gewebes im Hoden eintritt, während die Zwischenzellen und die Sertoli'schen Zellen erhalten bleiben. Schon eine einmalige Bestrahlung kann diese Wirkung haben, wenn sie von genügender Dauer und Stärke ist. Die Autoren haben auch die Tatsache betont, dass die Atrophie der Samenkanälchen mit einer Wucherung der Zwischenzellen einhergeht. Die Menge der Zwischenzellen kann um das zwei- bis dreifache zunehmen. Aber auch die Sertoli'schen Zellen können in Wucherung geraten. Villemin[1]) hat die Befunde von Bergonié und Tribondeau bestätigt. Systematische Untersuchungen über das Verhalten des Hodens bei Röntgenbestrahlung hat auch Tandler[2]) an Rehböcken ausgeführt. Die mikroskopische Untersuchung eines bestrahlten Hodens, die mehrere Monate nach der Bestrahlung vorgenommen wurde, ergab, dass das spermatogene Gewebe vollständig zerstört war, während die Zwischenzellen normal geblieben waren. Bestrahlte Rehböcke verhalten sich im Abwerfen und in der Neubildung des Geweihes ganz wie normale Tiere.

Gegen den Schluss, dass durch die Bestrahlung das spermatogene Gewebe ganz ausgeschaltet wird, sind jedoch Einwände möglich. Bergonié und Tribondeau[3]) und ebenso Villemin[4]) haben gefunden, dass bei schwächerer Bestrahlung nachträglich wieder eine Regeneration der zerstörten Samenkanälchen eintreten kann. Wie Villemin[4]) nachgewiesen hat, ist dabei Voraussetzung, dass ausser den Sertoli'schen Zellen auch Spermatogonien der Bestrahlung widerstehen. Auch Simmonds[5]) hat die Frage der Regeneration der Samenkanälchen nach der Röntgenbestrahlung untersucht. Simmonds fand auch nach langdauernder Bestrahlung

---

[1]) Villemin, Rayons X et activité génitale. C r. Acad. Sc., t. 142, 1906, p. 723.

[2]) Tandler und Groß, Die biolog. Grundlagen usw. Vgl. S. 97 u. ff.

[3]) Bergonié et Tribondeau, Action des Rayons X sur le testicule du rat blanc. C. r. Soc. Biol. 1904. Sec. sem., p. 392. Vgl. p. 394.

[4]) Villemin, Sur la régénération de la glande séminale après destruction par les rayons X. C. r. Soc. Biol. 1906. Ier sem., p. 1076.

[5]) Simmonds, Ueber die Einwirkung von Röntgenstrahlung auf die Hoden. Fortschr. auf d. Gebiet d. Röntgenstrahlen, B. 14, 1909/10. Zit. nach Steinach, l. c. Pflügers Archiv, B. 144. 1912.

vereinzelte unversehrte Samenkanälchen im Hoden und stellte fest, dass manche Samenkanälchen regenerieren und neue Samenzellen bilden. Mit der Regeneration von Samenkanälchen geht eine Abnahme des gewucherten Zwischengewebes einher[1]).

Simmonds hat aus seinen Befunden den Schluss gezogen, dass auch die Samenzellen innersekretorische Funktion haben. Die Samenzellen, nicht die Zwischenzellen, sind nach Simmonds das innersekretorische Organ, das normalerweise der Gestaltung der Geschlechtsmerkmale vorsteht. Die Zwischenzellen sollen nach Simmonds erst nach der Zerstörung des samenbildenden Anteils des Hodens für diesen eintreten. Gewiss muss zugegeben werden, dass die Bestrahlungsversuche allein für sich nicht genügen, um zu beweisen, dass der spermatogene Anteil des Hodens für die innersekretorische Funktion desselben nicht nötig ist. Das liegt daran, dass die Bestrahlung ein sehr unsicheres Mittel der Ausschaltung des spermatogenen Gewebes ist, da sehr viel von der Stärke und der Dauer der Bestrahlung abhängt. Man hat es nicht in der Hand, eine Regeneration der Samenkanälchen auszuschliessen. Aber gegenüber den oben besprochenen Untersuchungsergebnissen über die Folgen der Unterbindung der Vasa deferentia, des Kryptorchismus und der Transplantation ist die Auffassung von Simmonds nicht mehr haltbar: es mag die Röntgenbestrahlung keine sichere Methode zur Ausschaltung des spermatogenen Gewebes sein, aber damit ist nichts gegen die Ergebnisse der anderen Methoden und Beobachtungen gesagt.

---

[1]) Wie die Röntgenstrahlen, so schädigt auch das Mesothorium, das in den letzten Jahren in der therapeutischen Praxis Verbreitung gefunden hat, die Samenkanälchen, um gleichzeitig eine Wucherung der Zwischenzellen hervorzurufen. Simmonds (Ueber Mesothoriumschädigung des Hodens. Deutsche Mediz. Wochenschrift, 1913, II. B.) befestigte eine Kapsel mit 10 mg Mesothorium auf der rasierten Bauchhaut von Kaninchen und konnte feststellen, dass eine solche Applikation des Mesothoriums für 5 bis 10 Stunden (50 bis 100 mg-Stunden) genügt, um eine Zerstörung von Samenkanälchen einzuleiten. Bei 400 mg-Stunden Mesothorium konnte eine fast vollständige, bei 1000 mg-Stunden eine vollständige Zerstörung der Samenkanälchen erzielt werden. Nur die Sertoli'schen Zellen blieben erhalten. Parallel mit dem Schwinden der Samenzellen geht eine Wucherung der Zwischenzellen einher. Für die experimentelle Bearbeitung der Frage über die innersekretorische Funktion des Hodens ist das Mesothorium noch nicht verwendet worden.

Diese letzteren führen uns vor die Tatsache, dass der Hoden seine innersekretorische Tätigkeit entfalten kann, auch wenn keine einzige Samenzelle zugegen ist. Wir haben auch Beweise dafür kennen gelernt, dass die Sertoli'schen Zellen für die innersekretorische Funktion des Hodens nicht nötig sind. Nach alledem erscheint es nicht mehr zulässig, die Ergebnisse der Röntgenbestrahlung als Beweis dafür heranzuziehen, dass allein die Samenzellen das innersekretorische Organ im Hoden sind.

5. *Die Quantität der Zwischensubstanz und die Intensität der innersekretorischen Wirkung.*

Wir haben gesehen, dass die Zahl der Zwischenzellen unter verschiedenen Bedingungen stark vermehrt sein kann. Das ist der Fall beim Kryptorchismus, bei der Unterbindung des Vas deferens, bei der Transplantation, bei der Röntgenbestrahlung. Es tritt also in der Regel — aus unbekannten Gründen — eine Hypertrophie der Zwischensubstanz ein, wenn der spermatogene Anteil des Hodens der Degeneration verfällt. Wenn nun die Zwischenzellen das innersekretorische Organ im Hoden sind, dann könnte man erwarten, dass unter den erwähnten Bedingungen auch eine verstärkte innersekretorische Wirkung des Hodens zutage treten werde. So soll sich nach Steinach, wie oben erwähnt, bei Tieren mit stark vermehrter Zwischensubstanz im transplantierten Hoden ein übernormaler Begattungstrieb bemerkbar machen. Aehnliche Befunde haben Lacassagne und Sand erhoben (vgl. S. 136). Demgegenüber hat Alfred Kohn[1]) darauf hingewiesen, dass die Vermehrung der Zwischenzellen in anderen Fällen, z. B. beim Kryptorchismus, keine solchen Folgen nach sich ziehe. Man muss Alfred Kohn vollkommen recht geben, wenn er sagt, „dass Virilität und Zwischensubstanz da in einem bösen Missverhältnisse stehen". Aber wir müssen uns auf der anderen Seite auch fragen, ob wirklich die Erwartung berechtigt ist, dass in jedem Falle, wo die Zahl der Zwischen-

[1]) Alfred Kohn, Morphologische Grundlagen der Organotherapie. Abschnitt über die Generationsorgane. In Jauregg und Bayer, Lehrbuch der Organotherapie. Leipzig 1914. Vgl. S. 80.

zellen gegen die Norm vermehrt ist, eine vermehrte innersekretorische Wirkung zutage treten werde. Die Antwort, die man hier auf Grund unserer physiologischen und pharmakologischen Erkenntnis geben muss, kann nur lauten, dass eine solche Erwartung nicht absolut berechtigt ist. Von Stoffen, die im Bau- und Betriebsstoffwechsel des Organismus eine Rolle spielen, werden die überschüssig aufgenommenen Mengen zum Teil verbrannt oder wieder ausgeschieden, wie das z. B. für Eiweißstoffe und Salze gilt, von denen nur bestimmte Mengen gespeichert werden können. Obwohl diesen Stoffen, wie den verschiedenen Aminosäuren oder den verschiedenen Jonen, ganz bestimmte biochemische Funktionen zukommen, führt ihre vermehrte Einfuhr in den Organismus keinesfalls mit Notwendigkeit eine Steigerung der betreffenden Teilfunktionen oder gar eine dadurch bedingte Störung im Stoffwechsel herbei, wenn bestimmte Grenzen nicht überschritten werden; durch die vermehrte Zufuhr wird der Stoffwechsel nur insofern verändert, als mit einer vermehrten Zufuhr vermehrte Ansprüche an die Verdauungs-, Resorptions-, Kreislaufs- und Ausscheidungsorgane gestellt und dass eventuell die Verbrennungsvorgänge überhaupt gesteigert werden. Auch körperfremde Stoffe, wie z. B. das Morphium, können, wenn allmählich Gewöhnung eingetreten ist, in relativ grossen Mengen eingeführt werden, ohne dass die toxischen Wirkungen eintreten, die bei einem an solche Dosen nicht gewöhnten Menschen beobachtet werden. Es ist natürlich möglich, dass eine Ueberschwemmung des Organismus mit dem inneren Sekret einer Drüse zu einer vermehrten Wirkung und zu Störungen im Organismus führt, wie das für manche Organe mit innerer Sekretion gilt. Es ist in gleicher Weise nicht ausgeschlossen und sogar sehr wahrscheinlich, dass eine plötzliche und vorübergehende Ueberschwemmung des Organismus mit dem inneren Sekret der Geschlechtsdrüse eine vermehrte Wirkung, etwa einen übernormalen Begattungstrieb auslösen wird, wie das bei der Brunst angenommen werden muss. Vielleicht kann es in einer bestimmten Richtung auch zu einer dauernd vermehrten Wirkung kommen, wie das den Beobachtungen von Steinach an Transplantationstieren, von Lacassagne und Sand an Tieren mit

unterbundenen Vasa deferentia entspricht, bei denen es zu einer Vermehrung der Zwischenzellen und damit zu einem vermehrten Begattungstrieb kommt. Aber die Erwartung, dass mit einem dauernd vermehrten Zufluss von innerem Sekret notwendigerweise stets auch eine vermehrte innersekretorische Wirkung einhergehen muss, ist, wie oben ausgeführt, nicht berechtigt. Es ist auch in Betracht zu ziehen, dass die Reaktion auf einen vermehrten Zufluss von innerem Sekret auch von dem Substrat abhängen wird, das der Wirkung des inneren Sekrets unterliegt. Das psycho-sexuelle Verhalten, das an das zentrale Nervensystem gebunden ist, ist ein sehr labiles Geschlechtsmerkmal, dessen jeweiliger Zustand wohl sehr im Zeichen der momentan vorhandenen Quantität der erotisierenden Substanzen aus der Geschlechtsdrüse stehen wird. Das gilt auch für manche somatische Geschlechtsmerkmale, namentlich beim weiblichen Geschlecht, wie für den Uterus und die Brustdrüse. Aber man darf auf der anderen Seite nicht vergessen, dass das Substrat, auf welches das innere Sekret wachstumsfördernd wirken soll, unter bestimmten Umständen nicht mehr wachstumsfähig sein wird. Prostata, Samenblasen und Penis z. B. könnten in einem solchen Zustand sein, wenn sie einmal die für die Art normale Grösse erreicht haben.

Ausser den erwähnten Beobachtungen gibt es noch eine Reihe anderer, die auf einen Parallelismus zwischen der Quantität der Geschlechtsdrüsensubstanz und der Intensität der innersekretorischen Wirkung hinweisen. Wir haben erwähnt, dass die somatischen Geschlechtsmerkmale nur dann zur normalen Ausbildung gelangen, wenn die im Organismus vorhandene Menge von Hoden nicht zu klein ist (vgl. S. 53). Bouin und Ancel haben einen Parallelismus zwischen der Ausbildung der Zwischensubstanz und der Ausbildung der Geschlechtsorgane bei kryptorchen Schweinen festgestellt (vgl. S. 138). Ferner weist Steinach darauf hin, dass in seinen Versuchen ein Parallelismus vorhanden war zwischen der Menge der Zwischensubstanz im transplantierten Hoden und der Ausbildung der Geschlechtsmerkmale. Sand hat diesen Befund von Steinach bestätigt (vgl. S. 148). Diese Beobachtungen können jedoch nicht in einen Gegensatz zu dem oben vertretenen Standpunkt gebracht werden. Es ist

sehr wohl denkbar, dass bis zu einer bestimmten Grenze die Intensität der Wirkung der Quantität des inneren Sekretes proportional ist, dass aber über diese Grenze hinaus eine solche Abhängigkeit nicht mehr besteht. Es seien diese Beziehungen durch ein graphisches Schema erläutert (Abb. 59). Die Mengen des in den Blut-

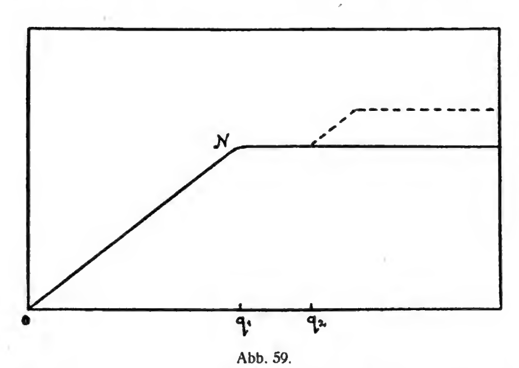


Abb. 59.

Graphisches Schema zur Erläuterung der Beziehungen zwischen der Quantität des inneren Sekrets der männlichen Geschlechtsdrüse und der Intensität der innersekretorischen Wirkung. Abszisse = Quantität des inneren Sekrets der Geschlechtsdrüse; Ordinaten = innersekretorische Wirkung, ausgedrückt durch die Ausbildung der somatischen Geschlechtsmerkmale; q_1 = Menge des inneren Sekrets, bei welcher die normale Ausgestaltung der Geschlechtsmerkmale (N) erreicht wird; q_2 = normalerweise in den Kreislauf gelangende Menge des inneren Sekrets. Innerhalb 0 und q_1 ist die innersekretorische Wirkung der Quantität des inneren Sekrets der Geschlechtsdrüse proportional. Steigt die Menge des inneren Sekrets über q_2 für die Dauer an, so kommt es nicht zu einer dauernd vermehrten innersekretorischen Wirkung (ausgezogene Linie). Ein vorübergehender Anstieg über q_2 hinaus führt zu einer vorübergehend vermehrten Wirkung, wie in der Brunst (unterbrochene Linie).

kreislauf gelangenden inneren Sekrets sind auf der Abszisse aufgetragen; die Ordinaten entsprechen der Intensität der Wirkung. Die normale Gestaltung der somatischen Geschlechtsmerkmale (N) wird wahrscheinlich schon gewährleistet durch eine Menge von innerem Sekret (q_1), die geringer ist, als normalerweise in den Kreislauf ge-

langt (q_2) — manche Beobachtungen könnten in diesem Sinne verwertet werden, so die Tatsache, dass man die Folgen der Kastration auch schon durch Implantation eines Teiles vom Hoden hintanhalten kann. Einem Ueberschuss von innerem Sekret — das ist die Hypothese — entspricht keine vermehrte Wirkung, oder es kommt nur vorübergehend (unterbrochene Linie) zu einer vermehrten Wirkung, wenn der Organismus vorübergehend mit dem inneren Sekret der männlichen Geschlechtsdrüse überschwemmt wird, wie wahrscheinlich während der Brunst. Innerhalb 0 und q_1 ist die Intensität der Wirkung der Quantität des Sekrets proportional, über q_1 hinaus ist diese Beziehung — von bestimmten Ausnahmezuständen, wie Brunst oder Schwangerschaft, abgesehen — nicht mehr vorhanden. Dagegen ist denkbar, dass ein vermehrter Zufluss von innerem Sekret aus der Geschlechtsdrüse im Wachstumsalter eine Beschleunigung in der Entwicklung der somatischen Geschlechtsmerkmale und des psycho-sexuellen Verhaltens hervorrufen wird. Es wird eine „Pubertas praecox" zustande kommen.

Soweit unser graphisches Schema sich auf bereits vorliegende Beobachtungen stützt, müssen diese Beobachtungen noch vertieft werden. Ich habe oben schon betont, dass die grosse Bedeutung, die dem Befund einer Beziehung zwischen der Menge der Zwischenzellen und dem Grade der Ausbildung der Geschlechtsmerkmale zukommt, Veranlassung sein sollte, die Befunde von Bouin, Ancel und Steinach nachzuprüfen und fortzusetzen[1]). Soweit es sich aber in diesem Schema erst um Hypothesen handelt, so glaube ich, dass auch diese Hypothesen sich ohne grosse Schwierigkeiten experimentell bearbeiten liessen.

5. Die Periodizität in der Ausbildung der Zwischensubstanz.

Bei manchen Arten kommt es auch beim männlichen Geschlecht zu periodischen Schwankungen in der geschlechtlichen Aktivität, zu Brunsterscheinungen. Es fragt sich nun, ob der vorübergehenden Vermehrung der geschlechtlichen Aktivität auch eine Vermehrung

[1]) Sand hat das unterdes getan. Vgl. S. 148 dieses Buches.

der Zwischensubstanz in den Hoden entspricht. Es ist klar, dass dieser Frage in der Lehre von der männlichen Pubertätsdrüse die grösste Bedeutung zukommt.

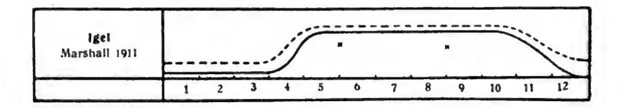
Es ist schon seit längerer Zeit bekannt, dass die Zwischensubstanz des Hodens bei manchen Tieren einen periodischen Zustandswechsel erfährt. So hat Hansemann[1]) festgestellt, dass die Menge, der Zustand der Zwischenzellen beim Winterschläfer sehr veränderlich ist. Er fand, dass die Zwischenzellen des Hodens beim Murmeltier während des Winterschlafes fast ganz fehlen, während sie im Frühjahr nach dem Erwachen so mächtig entwickelt sind, wie beim Eber, dem Kater, dem Maulwurf u. a.

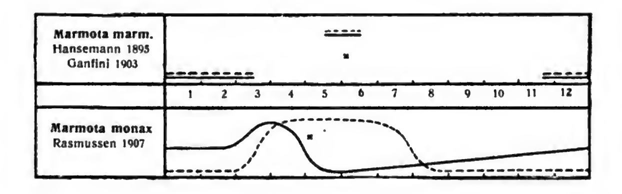
Eine ganze Reihe von Autoren ist im Laufe der folgenden Jahre der Frage über die Periodizität in der Ausbildung der Zwischenzellen nachgegangen[2]). Man hat die Frage sowohl bei Säugetieren, als bei Amphibien untersucht. Wir werden uns an dieser Stelle nur mit den ersteren beschäftigen.

Wie Hansemann, fand auch Ganfini beim Murmeltier (Marmota marmota) die Zwischensubstanz des Hodens im Winterschlaf reduziert. Nach seinen Beobachtungen handelt es sich dabei nicht um eine Abnahme der Zahl der Zwischenzellen, sondern allein um eine Verkleinerung derselben. Auch die eingehenden Untersuchungen von Marshall am Igel haben zu dem Ergebnis geführt, dass die Zwischensubstanz in der Zeit der sexuellen Ruhe reduziert ist und dass sie während der Brunst an Umfang zunimmt. Simultan mit der Ausbildung der Zwischensubstanz geht die Reifung des spermatogenen Anteils einher. Wenn man sich die Entwicklungsphasen des generativen Anteils, dessen völlige Reife wir als das auffallendste Kennzeichen der männlichen Brunst betrachten müssen, und ebenso die Entwick-

[1]) Hansemann, Ueber die sogenannten Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei pathologischen Veränderungen. Virchows Archiv, B. 142. 1895. — Hansemann, Ueber die Zwischenzellen des Hodens. Arch. f. Physiol., 1896. S. 176.

[2]) Vgl. die Literatur bei Rasmussen, Seasonal changes in the interstitial cells of the testis in the woodchuck (Marmota monax). American Jl. of Anatomy, Vol. 22, 1917. — Cyclic changes in the interstitial cells of the ovary and testis in the woodchuck (Marmota monax). Endocrinology, Vol. 2, 1918.





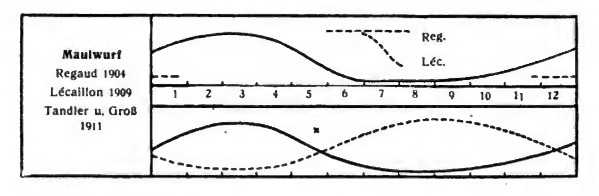


Abb. 60.

Schematische Darstellung der Entwicklungsphasen des generativen Gewebes und der Zwischensubstanz im Hoden winterschlafender Säugetiere. Ausgezogene Linie — generatives Gewebe; unterbrochene Linie — Zwischengewebe. Der Höhepunkt der Spermatogenese fällt in die Zeit der Brunst. Der Winterschlaf erstreckt sich auf die Monate November, Dezember, Januar, Februar und März. Die Kreuzchen deuten die Zeit an, wo Junge geworfen werden. Beim Igel und bei Marmota marmota verlaufen beide Kurven parallel (bei Marmota marmota liegen Angaben nur für wenige Monate des Jahres vor). Bei Marmota monax finden sich im Verlauf beider Kurven einige Abweichungen, ohne dass man jedoch den Parallelismus beider Kurven im Prinzip verneinen könnte. Beim Maulwurf ist ein Parallelismus der Kurven nicht vorhanden: das Tal der einen Kurve fällt mit dem Berg der anderen zusammen. Nach Rasmussen (etwas veränderte Zeichnung).

lungsphasen der Zwischensubstanz in Form von Kurven versinnbildlicht, so verlaufen beide Kurven beim Murmeltier und beim Igel mehr oder weniger parallel (Abb. 60). Auf Grund seiner Befunde führt Marshall die Brunsterscheinungen beim Igel auf eine ververmehrte innere Sekretion der Zwischensubstanz zurück. Die Ergebnisse der Untersuchungen, die zuletzt Rasmussen an Marmota monax ausgeführt hat, stehen meiner Meinung nach in vollem Einklang mit diesen Befunden, wenn Rasmussen auch mehr die von ihm beobachteten Abweichungen betont. Rasmussen hat nämlich gefunden, dass die Spermatogenese ihr Maximum um etwa einen Monat früher erreicht als die Zwischensubstanz und dass die letztere noch mehrere Monate auf der maximalen Höhe verbleibt, während die Kurve der Spermatogenese viel früher wieder absinkt. Wenn man berücksichtigt, dass das Bild, das man über den periodischen Zustandswechsel der Zwischensubstanz und des spermatogenen Anteils gewinnt, auf Grund von Beobachtungen an verschiedenen Individuen erst rekonstruiert werden muss und dass natürlich stets sehr weitgehende individuelle Abweichungen vorhanden sein werden, so kann man das Ergebnis aller bisher erwähnten Untersuchungen dahin zusammenfassen, dass beim Murmeltier und beim Igel die Zwischensubstanz im Winterschlaf oder in der Zeit der sexuellen Ruhe ihr Minimum hat, um in der Brunst ihr Maximum zu erreichen.

Den Befunden am Murmeltier und Igel stehen die Befunde gegenüber, die man am Maulwurf erhoben hat. Der generative Anteil des Hodens erreicht beim Maulwurf den Höhepunkt seiner Entwicklung zur Zeit der Brunst, die einmal im Jahre stattfindet und etwa von Anfang bis Ende März dauert. Regaud hat nun gefunden, dass die Zwischensubstanz im Hoden des Maulwurfs im Juni und Juli stark ausgebildet ist, während der generative Anteil sich um diese Zeit schon seinem Minimum nähert. Im Dezember sind nur spärliche Zwischenzellen vorhanden; die Hodenkanälchen dagegen beginnen um diese Zeit wieder ihre Tätigkeit. Aehnliche Befunde hat Lécaillon beim Maulwurf erhoben, wenn auch seine Befunde sich nicht ganz mit denjenigen von Regaud decken. Schliesslich haben Tandler

und Groß[1]) eingehende Beobachtungen über den periodischen Wechsel in der Struktur des Hodens beim Maulwurf gemacht. Die Periodizität in der Hodenstruktur, die sie als „Saisondimorphismus" bezeichnen, kommt nach ihren Untersuchungen in folgender Weise zum Ausdruck. Dem für die Brunst charakteristischen Maximum in der Entwicklung des generativen Anteils entspricht das Minimum in der Entwicklung der Zwischensubstanz: die Zwischensubstanz ist zur Zeit der Brunst nur sehr wenig ausgebildet. In der Zeit der Ruhe, etwa im Spätsommer und im Herbst, wo der generative Anteil eine Rückbildung erfährt, erreicht dagegen die Zwischensubstanz den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Wenn man sich die Entwicklungsphasen des generativen Anteiles und der Zwischensubstanz auch hier wieder als Kurven versinnbildlicht, so würden, wie Tandler und Groß sagen, diese Kurven sich so verhalten, dass die Höhe der einen mit dem Tal der anderen zusammenfällt, d. h. die beiden Zyklen sind gegeneinander um eine Phase verschoben (Abb. 60).

Bemerkenswert ist, dass zur Zeit, wo die Zwischenzellen vermehrt sind, niemals Mitosen gefunden werden. Tandler und Groß sind der Meinung, dass der grösste Teil der in den Geschlechtsdrüsen enthaltenen Bindegewebszellen inaktive Zwischenzellen sind, welche im gegebenen Moment aktiviert werden und damit den morphologischen Charakter und die funktionelle Fähigkeit von Zwischenzellen erlangen. Das periodisch vermehrte Auftreten der Zwischenzellen würde demnach nicht beruhen auf einer periodischen Neubildung von Zellen, sondern der Saisondimorphismus wäre nur der Ausdruck eines Wechsels im Funktionszustand bestimmter zelliger Elemente[2]).

Man darf sich nicht verhehlen, dass die Befunde von Regaud, Tandler und Groß über die Veränderungen, welche der Hoden während der Brunst beim Maulwurf erfährt, sich einstweilen nicht mit der Auffassung decken, die in den vorausgegangenen Abschnitten über die Funktion der Leydig'schen Zellen als Pubertätsdrüse diskutiert

[1]) Tandler und Groß, Ueber den Saisondimorphismus des Maulwurfhodens. Arch. f. Entw.-Mech., B. 33, 1912. — Die biologischen Grundlagen etc. S. 117 u. ff.

[2]) Tandler und Groß, Die biolog. Grundlagen u. s. w. Vgl. S. 119.

worden ist. Im Sinne dieser Auffassung wäre zu erwarten, dass die Zwischensubstanz zur Zeit der Brunst den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht, wie das beim Murmeltier und beim Igel ja auch der Fall ist. Die Befunde, die am Maulwurf erhoben worden sind, stehen mit diesen letzteren in einem so krassen Widerspruch, dass man gut tut, die Beobachtungen über das Verhalten der Zwischenzellen vor und während der Brunst beim Murmeltier und beim Igel einstweilen nicht zur Stütze der Auffassung zu verwerten, dass die Zwischenzellen die Pubertätsdrüsenzellen sind. Weitere Forschungen sind nötig, um die Beziehungen zwischen den Zwischenzellen und der Brunst aufzuklären. Es ist allerdings der Einwand möglich, dass die beim Maulwurf beobachtete Vermehrung der Zwischenzellen in der Zeit der Ruhe und ihre Abnahme zur Zeit der Brunst nur scheinbar ist. Je näher die Zeit der Brunst, desto grösser ist der Raum, der im Hoden von den Samenkanälchen beansprucht wird, desto grösser auch der Raum, auf welchen die Zwischenzellen, wenn ihre Zahl unverändert geblieben ist oder sich nicht in gleichem Masse vermehrt hat, nunmehr verteilt werden. Auf diese Weise könnte durch die fortschreitende Spermatogenese, durch die der Hoden ganz ungeheuer vergrössert werden kann, eine allmähliche Abnahme der Zwischensubstanz vorgetäuscht werden, auch wenn diese in Wahrheit vermehrt ist. Um diesem Einwand zu begegnen, wäre es nötig, Zählungen von Zwischenzellen in verschiedenen Monaten des Jahres vorzunehmen. Es kommt darauf an, nicht die Zahl der Zellen im Gesichtsfeld, sondern die Zahl der Zellen im Hoden als einem Ganzen festzustellen. Auf dieselben Widersprüche und Schwierigkeiten wie bei den Säugetieren stossen wir auch bei den Amphibien, wie wir im Abschnitt B sehen werden.

Tandler und Groß haben ihre Befunde allerdings ganz im Sinne der Auffassung gedeutet, dass den Zwischenzellen die führende Rolle in der Brunst zukommt. Sie gehen in dieser Beziehung sehr weit, vielleicht mit Recht. Sie nehmen an, dass die Zwischenzellen die nächste für die Brunst charakteristische Spermatogenese vorbereiten: die Zwischensubstanz bedingt die Reife des generativen Anteiles der Geschlechtsdrüse in derselben Weise wie sie die soma-

tische Reife des Individuums bedingt. Wenn das richtig ist, so wären auch die Keimzellen ein Geschlechtsmerkmal, das man als „sekundär", im genetischen Sinne des Wortes, gegenüber der Zwischensubstanz als der Pubertätsdrüse bezeichnen müsste. Da wir bis vor kurzem gewöhnt waren, den samenbildenden Anteil des Hodens in den Mittelpunkt auch der innersekretorischen Tätigkeit der Geschlechtsdrüsen zu stellen, so wird diese Auffassung auf den ersten Blick ganz unannehmbar erscheinen. Die Tatsachen sprechen jedoch nicht gegen eine solche Annahme. Wir haben im II. Kapitel eine Reihe von Tatsachen kennen gelernt, die zur Annahme drängen, dass eine asexuelle Embryonalform erst durch die Geschlechtsdrüsen in sexueller Richtung gestaltet wird, und in den vorausgegangenen Abschnitten dieses Kapitels ist die Möglichkeit diskutiert worden, dass die gestaltenden Aufgaben der Geschlechtsdrüse, soweit wir sie überhaupt verfolgen können, den Zwischenzellen zufallen. So wäre es denn sehr wohl denkbar, dass die gestaltende Funktion der Zwischenzellen als der Pubertätsdrüsenzellen sich auch auf jenen Teil des Keimepithels bezieht, der sich zu den Keimzellen formiert. Auch andere Befunde könnten in diesem Sinne verwertet werden, so Beobachtungen von Pézard am Hahn, auf die wir im Abschnitt B zurückkommen, und Beobachtungen von Ancel und Bouin am Schweineembryo. Ancel und Bouin haben darauf hingewiesen, dass die Zwischenzellen schon vor der Spermatogenese vorhanden sind. Ferner fanden sie beim Schwein schon während der embryonalen Entwicklung Sekretkörner in den Zwischenzellen, was sie als den Ausdruck einer sekretorischen Tätigkeit derselben deuten. Die Zellen haben schon beim 30 mm langen Schweineembryo dasselbe Aussehen wie beim erwachsenen Tier, ein Aussehen, das sie sicher als Zwischenzellen erkennen lässt[1]). Ancel und Bouin[2]) haben sich nach alledem auf den Standpunkt gestellt, dass die Zwischenzellen das Geschlecht der generativen Zellen bestimmen[3]). Die als Brunsterscheinung beim Maulwurf

[1]) Ancel et Bouin, Histogenèse de la glande interstitielle du testicule chez le porc. C. r. Soc. Biol. 1903, p. 1680.

[2]) Bouin et Ancel, Sur la signification de la glande interstitielle du testicule embryonnaire. C. r. Soc. Biol. 1903, p. 1682.

[3]) „. . . L'apparition des cellules interstitielles paraît précéder le dé-

unter dem Einfluss der vorher gewucherten Zwischenzellen periodisch wiederkehrende Spermatogenese wäre im Sinne dieser Betrachtungen aufzufassen als eine Rekapitulation embryonaler Verhältnisse, wie ja überhaupt die Brunst mit ihrer periodischen Neugestaltung der Geschlechtsmerkmale in Parallele gesetzt werden kann zur Embryonalzeit und zur präpuberalen Zeit.

Da die Zwischenzellen und die Samenbildungszellen eng beieinander liegen, könnte man auch vermuten, dass die Zwischenzellen als Vermittler zwischen Blut und Samenbildungszellen fungieren, dass sie in irgend einer Weise das Nährmaterial verarbeiten, welches aus dem Blute zu den Samenbildungszellen gelangt. Eine solche trophische Funktion ist den Zwischenzellen von verschiedenen Autoren zugesprochen worden. Selbstverständlich bedeutet eine solche trophische Funktion etwas ganz anderes als eine Beeinflussung durch spezifische innere Sekrete. Wir nehmen im allgemeinen an, dass die Stoffe, welche von den Drüsen mit innerer Sekretion produziert werden, nicht im Baustoffwechsel Verwendung finden, wie das für Nährstoffe gilt. So könnte es denn auf den ersten Blick scheinen, dass die Annahme, die Zwischenzellen hätten eine trophische Funktion gegenüber den Samenbildungszellen, im Gegensatz steht zur Auffassung, dass die Zwischenzellen durch ein spezifisches inneres Sekret wirken, das ans Blut abgegeben wird. Die Annahme, dass die Zwischenzellen als Vermittler zwischen Blut und Samenbildungszellen fungieren, steht aber in Wahrheit in keinem Gegensatz zur Auffassung, dass die Zwischenzellen innersekretorisch wirksam sind. Es wäre möglich, dass sie die trophische Funktion gegenüber den Samenbildungszellen mit den innersekretorischen Funktionen gegenüber den anderen Teilen des Organismus vereinigen. Auch kommt in Betracht, dass die Zwischenzellen zusammen mit den Nährstoffen auch spezifische Stoffe an die Samenbildungszellen auf direktem Wege abgeben könnten, spezifische Stoffe, welche die anderen Teile des

---

terminisme cyto-sexuel des cellules germinatives primordiales. N'est-on pas, dès lors, en droit de soupçonner à la glande interstitielle un rôle sur l'orientation sexuelle des premières cellules germinatives, rôle qui s'éxpliquerait par la qualité spéciale des matériaux nutritifs qu'elle fournirait à ces dernières?“ Bouin et Ancel, l. c. p. 1682.

Organismus erst auf dem Blutwege erreichen. Wie wir oben erwähnt haben, ist es ja nicht ausgeschlossen, dass die Zwischenzellen auch das Geschlecht der generativen Zellen bestimmen.

7. *Der Ursprung und die Entwicklung der Zwischenzellen.*

Es ist möglich — die Beobachtungen von Ancel und Bouin[1]) an Schweineembryonen weisen darauf hin —, dass die Zwischenzellen aus dem Mesenchym stammen, welches in die Anlage des Keimepithels hineinwächst und dieses in solide Stränge aufteilt. Die Zwischenzellen müssten wir dann ihrem Ursprung nach zu den Bindegewebszellen zählen. Loisel[2]), der diese Frage an einer Reihe von Arten (am Hühnchen, Sperling, Wasserhuhn und Meerschweinchen) untersucht hat, hält es jedoch für möglich, dass die Zwischenzellen aus demselben undifferenzierten Zellenmaterial des Keimepithels hervorgehen wie die Keimzellen. Alfred Kohn fasst die histologisch-embryologische Kenntnis in dieser Frage in folgenden Worten zusammen[3]): „Die Zwischenzellen der Keimdrüsen sind sicherlich keine gemeinen Bindegewebszellen. Die Zwischensubstanz ist keine Bindesubstanz von der Art des Allerweltsbindegewebes, das sich in allen Organen findet und auch den Keimdrüsen nicht fehlt. Die Zwischenzellen sind augenscheinlich den Keimdrüsen allein zugehörige Elemente, nicht minder eigenartig und spezifisch wie die epithelialen Keimzellen selbst. Wie das wohl kommt? Am annehmbarsten erscheint uns die Vorstellung, dass es eben autochthone Elemente sind, an Ort und Stelle entstanden und gemeinsamem Mutterboden entsprossen. Das mesodermale Keimepithel würde nicht nur die generativen, sondern auch die intergenerativen Elemente erzeugen, was schon von mehreren Autoren behauptet wurde. . . Keimzellen und Zwischenzellen wären gemeinsamen mesothelialen Ursprungs und stünden etwa in einem

[1]) Ancel et Bouin, Histogenèse de la glande interstitielle du testicule chez le porc. C. r. Soc. Biol. 1903, p. 1680.

[2]) Loisel, Sur l'origine embryonnaire et l'évolution de la sécrétion interne du testicule. C. r. Soc. Biol. 1902, p. 952.

[3]) Alfred Kohn, Morphologische Grundlagen der Organotherapie. Abschnitt „Generationsorgane", S. 84 u. 85. In Jauregg und Bayer, Lehrbuch der Organotherapie. Leipzig 1914.

ähnlichen Verhältnis zueinander wie Nerven- und Gliazellen." Sollte es sich aber auch erweisen, dass die Leydig'schen Zellen wirklich bindegewebigen Ursprungs sind, so würde das in keinem Falle als ein Beweis gegen die Funktion dieser Zellen als Pubertätsdrüsenzellen verwertet werden können. Die innersekretorische Funktion der Zwischenzellen, ihre Rolle als Pubertätsdrüsenzellen ist für die Säugetiere durch ein ausserordentlich grosses Beweismaterial, wie wir es in den vorausgegangenen Abschnitten dieses Kapitels kennen gelernt haben, wahrscheinlich gemacht worden. Die Frage, ob die Zwischenzellen Pubertätsdrüsenzellen sind oder nicht, kann darum nicht danach entschieden werden, welchen Ursprungs, ob epithelialen oder bindegewebigen, die Zwischenzellen sind.

In einer grossen Reihe von Arbeiten ist die Entwicklung der Zwischensubstanz des Hodens vom vierten Embryonalmonat an durch alle Lebensalter hindurch verfolgt worden. Zuletzt hat Kasai[1]) eine eingehende Untersuchung über diese Frage an menschlichen Hoden ausgeführt. Die Hoden stammten aus den verschiedensten Lebensaltern, vom vier Monate alten Fœtus bis zum 84 Jahre alten Greis. In Uebereinstimmung mit älteren Befunden konnte Kasai feststellen, dass beim vier Monate alten menschlichen Fœtus die Zwischenzellen sehr reichlich entwickelt sind; sie nehmen um diese Zeit den grössten Teil des Hodens ein, obwohl auch Hodenkanälchen schon vorhanden sind. Zwischen den massenhaften Zwischenzellen verlaufen ziemlich reichliche Blutkapillaren, die mit Blutzellen gefüllt sind. Im siebten und in den folgenden Monaten des Fœtallebens nimmt die Zwischensubstanz ab, während die Hodenkanälchen sich an Zahl vermehren. Beim Neugeborenen sieht man weniger Zwischenzellen im Bindegewebe zwischen den Hodenkanälchen als beim Fœtus, wenn auch die Zwischenzellen beim Neugeborenen reichlicher zu sein scheinen als beim Erwachsenen (Abb. 61). Dieser Zustand bleibt nach Kasai bis zum 14. Lebensjahr bestehen. Im Pubertätsalter war in den meisten von Kasai untersuchten Fällen

[1]) Kasai, Ueber die Zwischenzellen des Hodens. Virchows Archiv f. patholog. Anat., B. 194. 1908. S. 1. — In der Arbeit von Kasai ist die ältere Literatur angegeben.

eine bedeutende Vermehrung der Zwischenzellen eingetreten. Nach der Pubertät nimmt die Zahl der Zwischenzellen wieder ab; die Zwischenzellen sind jedoch auch im Hoden des Erwachsenen stets nachzuweisen, wenn ihre Menge manchmal auch nicht sehr gross ist. Nicht alle Autoren haben dieselben Befunde erhoben wie Kasai. So sind nach Hansemann die Zwischenzellen um die Puber-

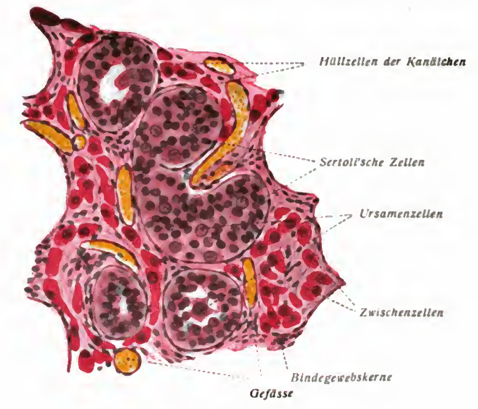


Abb. 61.

Querschnitt durch den Hoden eines neugeborenen Knaben. Fixiert in Kaliumbichromat-Formol; gefärbt mit Hämatoxylin-Eosin. 300mal vergrössert. Man sieht die relativ zahlreichen Zwischenzellen mit viel Protoplasma. Nach Stöhr.

tätszeit in Abnahme begriffen und im ausgebildeten Hoden kaum noch aufzufinden. Dagegen haben aber wieder andere Autoren, wie Hofmeister, Thaler, Spangaro und Dürck, schon vor Kasai gleiche oder ähnliche Befunde erheben können wie dieser. Hofmeister und Thaler haben eine Vermehrung der Zwischenzellen in der Pubertätszeit festgestellt; Spangaro und Dürck heben hervor, dass die Zwischenzellen auch im Hoden des Erwachsenen reichlich vorhanden sind. Im Einklang mit anderen Autoren fand Kasai die Zwischen-

zellen im Greisenalter vermehrt; sie liegen jetzt zwischen atrophischen Hodenkanälchen.

Kasai macht auch Angaben über den Zustand der Zwischenzellen in den verschiedenen Lebensaltern. Beim vier Monate alten Fœtus sind die Zwischenzellen in der Regel protoplasmareich und ihr Protoplasma ist gut färbbar; sie besitzen einen grossen, rundlichen, bläschenförmigen Kern. In den späteren Monaten des Fœtallebens nehmen die Zellen und die Kerne an Umfang ab; das Protoplasma färbt sich weniger gut. Beim Neugeborenen ist der Zelleib häufig deutlich verkleinert. In der Pubertät, wo, wie erwähnt, eine bedeutende Vermehrung der Zwischenzellen eintritt, sind die Zwischenzellen ebenso typisch gebaut wie im fœtalen Hoden. Später macht sich eine Pigmentierung der Zwischenzellen bemerkbar. In einem Hoden aus dem 21. Lebensjahr konnten die Pigmentkörner im Protoplasma der Zwischenzellen zum ersten Mal beobachtet werden. Es handelt sich um eine bräunlichgelbe Pigmentierung, die mit dem Alter zunimmt. Das lässt sich namentlich im Greisenalter feststellen. Kasai fasst die Pigmentierung als eine Pigmentatrophie auf, da frisch proliferierte Zellen, wie sie augenscheinlich auch beim Greise in der Zwischensubstanz vorhanden sind, nicht pigmentiert sind. Auch der Kern der Zwischenzellen macht nach Kasai im Laufe des Lebens Formveränderungen durch: die runde Form des Kernes in den fœtalen Zwischenzellen weicht später der elliptischen; in der Pubertät tritt wieder die für die Embryonalzeit charakteristische Kernform auf, die auch die Zwischenzellen des Erwachsenen beibehalten.

Ueberblickt man die Wandlungen, welche die Zwischensubstanz im Laufe des menschlichen Lebens, von der Embryonalzeit bis zum Greisenalter, durchläuft, so kann man sagen, dass — von Schwankungen abgesehen, aus welchen die abweichenden Befunde von Hansemann wohl zu erklären sind — zwei Gipfelpunkte in der Entwicklung der Zwischensubstanz vorhanden sind: etwa das zweite Viertel der Empryonalzeit und die Pubertät. Die Zwischenzellen sind um diese Zeit nicht nur an Zahl vermehrt, sondern sie sind um diese Zeit auch besonders

protoplasmareich. Wohl tritt auch im Alter eine Vermehrung der Zwischenzellen ein; aber sie befinden sich jetzt augenscheinlich im Zustand der Pigmentatrophie.

Fragen wir uns nun, ob man die von den Autoren erhobenen Befunde im Sinne der Auffassung verwerten kann, dass die Zwischenzellen das innersekretorische Organ des Hodens sind. Der zweite Gipfelpunkt in der Entwicklung der Zwischenzellen fällt in das Pubertätsalter, in eine Zeit, wo die Ausbildung der Geschlechtsmerkmale in ein sehr schnelles Tempo eintritt; in der Pubertätszeit vollziehen sich so tiefgehende Veränderungen in den körperlichen und psychischen Geschlechtsmerkmalen, daß man die kurze Pubertätszeit im allgemeinen als ein Entwicklungsalter aufzufassen pflegt, in welchem der Organismus Verwandlungen erfährt, die in dieser Qualität nur diesem Alter eigentümlich sind. Dieser Standpunkt ist kaum noch aufrechtzuerhalten; man wird den Tatsachen zweifellos viel eher gerecht, wenn man sagt, dass die Ausreifung der Geschlechtsmerkmale, wie sie sich in der Pubertät vollzieht, nur auf einem um diese Zeit stark beschleunigten Ablauf von Vorgängen beruht, die schon viel früher begonnen haben [1]) — unserer Auffassung nach schon im embryonalen Leben. Ob man nun diesen Standpunkt teilt oder nicht, man wird erwarten, dass wenn die Ausbildung und Ausreifung der Geschlechtsmerkmale durch ein inneres Sekret der Geschlechtsdrüsen bedingt ist, dieses Sekret in der Pubertätszeit besonders reichlich produziert werden wird; die Menge des inneren Sekrets der Geschlechtsdrüsen wird um diese Zeit, im Sinne unseres Schemas auf S. 155, den Wert q_1 erreichen, ihn vielleicht sogar überschreiten, um sich q_2 zu nähern. Dieser Erwartung entspricht die von den Autoren beobachtete Vermehrung oder Aktivierung der Zwischenzellen um die Zeit der Pubertät.

Schwieriger könnte es zunächst erscheinen, die von allen Autoren beobachtete Tatsache, dass die Zwischensubstanz gerade in

[1]) Vgl. Bucura, Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Eine klinisch-physiologische Studie. Wien und Leipzig 1913. S. 25. — Auch Halban hat darauf hingewiesen. Vgl. Neugebauer, Hermaphroditismus beim Menschen. Leipzig 1908. S. 631. — Ferner Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen etc. Berlin 1913. Vgl. S. 11.

der frühen Embryonalzeit eine so mächtige Ausdehnung hat, mit der innersekretorischen Funktion der Zwischenzellen in Einklang zu bringen. Es scheint das zunächst schwierig, weil wir gewohnt sind, die geschlechtliche Gestaltung des Organismus ganz in die Zeit der Pubertät zu verlegen, die letztere gewissermassen aufzufassen als die Zeit, wo qualitativ ausgezeichnete Entwicklungsvorgänge sich im Organismus abspielen, die ihm gewissermassen erst den Stempel des Geschlechtlichen aufdrücken. Wir haben schon gesagt, dass ein solcher Standpunkt uns nicht gerechtfertigt erscheint. Ganz unhaltbar wird dieser Standpunkt aber, wenn man all die Tatsachen gelten lässt, auf die wir im Kapitel über die Folgen der Kastration hingewiesen haben und die zur Auffassung drängen, dass das embryonale Soma asexuell ist und erst durch die zur Differenzierung gelangte männliche oder weibliche Geschlechtsdrüse in der für das Geschlecht charakteristischen Weise gestaltet wird. Im Sinne dieser Hypothese müssen wir voraussetzen, dass schon in der frühen Embryonalzeit sich im Organismus Veränderungen abspielen, die qualitativ jenen gleichzusetzen sind, die in die Pubertätszeit fallen. Und wie die Pubertät um die Mitte des zweiten Jahrzehnts des Lebens einen Gipfelpunkt in der Aktivität des innersekretorischen Apparates des Hodens voraussetzt, so müssen wir dasselbe auch für die frühe Embryonalzeit annehmen. Hier wird die asexuelle Embryonalform in sexueller Richtung umgebogen, und dieser somatischen Wandlung würde der erste Gipfelpunkt in der Ausbildung der Zwischensubstanz des Hodens entsprechen. Die Hypothese, dass eine asexuelle Embryonalform erst durch die zur Differenzierung gelangte Geschlechtsdrüse geschlechtlich gestaltet wird, steht somit im Einklang mit dem Befund, dass die Zwischenzellen gerade in der frühen Embryonalzeit im mikroskopischen Bilde des Hodens eine so hervorragende Rolle spielen. Dieser Befund wird zu einer weiteren gewichtigen Stütze für diese Hypothese.

Wir werden nach alledem vermuten dürfen, dass die Umbiegung des embryonalen Somas nach der männlichen Seite die „erste grosse Phase“ der Pubertät oder der sexuellen

Reifung darstellt, und dass die gut ausgebildete Zwischensubstanz im fœtalen Hoden uns den ersten Gipfel in der Entwicklung der Pubertätsdrüse anzeigt. Was man bisher als Pubertätszeit schlechtweg bezeichnet hat, ist wahrscheinlich nur eine „zweite grosse Phase der Pubertät", die um die Mitte des zweiten Jahrzehnts einsetzt, und wo die wieder vermehrte oder aktivierte Zwischensubstanz uns den zweiten Gipfel in der Entwicklung der Pubertätsdrüse anzeigt. Das Kindesalter, von der Geburt bis zu Beginn der zweiten grossen Phase gerechnet, könnte man als die „intermediäre Phase der Pubertät" bezeichnen. Es ist wohl kaum die Annahme berechtigt, dass die Entwicklung zur sexuellen Reife im Kindesalter ruht; aber auf jeden Fall spielt sich der Prozess der sexuellen Reifung im Kindesalter langsamer ab, als in der zweiten grossen Phase der Pubertät und, wie wir im Sinne der Hypothese von der asexuellen Embryonalform annehmen, auch langsamer als in der ersten grossen Phase der Pubertät. Eine andere Frage ist es, ob die langsame Weiterbildung der Geschlechtsmerkmale, wie sie sich im Kindesalter oder in der intermediären Phase der Pubertät vollzieht, von der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen abhängig ist oder nicht. Eine Weiterbildung wäre auch bei ruhender innerer Sekretion bis zu einem gewissen Grade denkbar. Die Frage kann erst auf Grund eingehender Beobachtung an Frühkastraten oder jugendlichen Eunuchoiden entschieden werden. Der Ausdruck „intermediäre Phase der Pubertät" präsumiert nichts in dieser speziellen Frage und scheint mir in dieser Beziehung der gegebenen wissenschaftlichen Situation am ehesten gerecht zu werden. Und wie ich die erste und zweite grosse Phase der Pubertät beim Manne mit dem ersten und zweiten Gipfelpunkt der Zwischensubstanz im Hoden in Parallele setze, so möchte ich es auch für zweckmässig halten, in Parallele zur intermediären Phase der Pubertät von einem „intermediären Zustand der Zwischensubstanz" zu sprechen. Kasai hat für den Zustand der Zwischensubstanz im Kindesalter den Namen „ruhende Zwischenzellen" vorgeschlagen. Da wir jedoch, wie gesagt, einstweilen noch nicht wissen, ob die innere Sekretion der männlichen Geschlechtsdrüse in der intermediären

Phase der Pubertät wirklich ruht, und da wir ferner es vermeiden müssen, der Entscheidung in dieser Frage, die erst darauf zu richtende Beobachtungen bringen müssen, vorzugreifen, halte ich es nicht für ratsam, den Ausdruck von Kasai zu benutzen.

Aber die Vermehrung der Zwischenzellen im Alter? Widerspricht diese Beobachtung nicht der Auffassung, die ich hier vertrete? Ich glaube nicht, dass man diese Beobachtung gegen meine Auffassung ins Feld führen könnte. Alle Autoren, die sich mit der histologischen Untersuchung des Hodens beschäftigt haben, sind sich darin einig, dass die Zwischenzellen bei alten Leuten pigmentiert sind, und die Auffassung von Kasai, dass es sich um eine Pigmentatrophie der Zwischenzellen handelt, steht im Einklang mit den Beobachtungen, die über die Pigmentierung der Zellen in allen anderen atrophierenden Organen des alternden Organismus gemacht worden sind[1]. Es ist darum nicht zulässig, die Vermehrung der Zwischenzellen im Alter in demselben Sinne aufzufassen wie die Vermehrung der Zwischensubstanz in der Embryonalzeit und in der Pubertät. Die Vermehrung der Zwischenzellen im Greisenalter stellt augenscheinlich nicht eine Vermehrung von vollwertiger Zwischensubstanz dar, sondern sie ist wohl nur eine pathologische Reaktion, wie man sie vielfach in geschädigten Geweben beobachtet. Die Tatsache, dass die Zwischensubstanz im Hoden des gealterten Mannes vermehrt ist, spricht also keinesfalls gegen die Annahme, dass die Zwischenzellen das innersekretorische Organ des Hodens sind. Vielleicht ist in einzelnen Fällen die Vermehrung der Zwischenzellen im Greisenalter mit einer vorübergehenden Steigerung ihrer physiologischen Funktion verbunden: die bei manchen Greisen vorübergehend eintretende Erhöhung der sexuellen Libido und Potenz könnten ein Hinweis in dieser Richtung sein.

8. Das Verhalten der Zwischenzellen bei Vergiftungen und Krankheiten.

Eine Degeneration des samenbildenden Anteils des Hodens tritt auch ein unter dem Einfluss von Giften, die in den Kreislauf ge-

[1]) Lipschütz, Allgemeine Physiologie des Todes. Braunschweig 1915. Vgl. S. 54 u. ff.

langen. Von grossem praktischen Interesse ist zunächst, dass eine Zerstörung der Samenkanälchen durch chronische Alkoholvergiftung erzielt werden kann. Weichselbaum und Bertholet[1]) haben gezeigt, dass bei Trinkern eine Atrophie der Samenkanälchen eintritt, wobei es zu einer Verminderung oder auch zu einem gänzlichen Stillstand in der Spermatogenese kommt. Die Zwischenzellen dagegen sind vermehrt. Dieselben Veränderungen konnten auch bei Versuchstieren festgestellt werden, wenn man sie chronisch mit Alkohol vergiftete.

Zu den Giftwirkungen muss man auch die Veränderungen rechnen, welche die Zwischenzellen bei verschiedenen Krankheiten erfahren. Als erster hat wohl Hansemann[2]) auf die Bedeutung dieser Frage hingewiesen. Hansemann fand bei chronischen Krankheiten, wie Phthise, Krebskachexie und syphilitische Kachexie, eine Hypertrophie der Zwischenzellen. Auch Cordes, Thaler u. a. haben das Verhalten der Zwischenzellen bei verschiedenen Krankheiten untersucht[3]). Bei akuten Krankheiten fand Thaler die Zwischenzellen in einer grossen Anzahl von Fällen ziemlich reichlich, in anderen Fällen dagegen waren sie nur schwach ausgebildet. Die Vermehrung der Zwischenzellen bei kachektischen Krankheiten ist nach Thaler nicht konstant. Cordes beobachtete bei sieben von zwölf Fällen von tuberkulösen Erkrankungen eine deutliche Vermehrung der Zwischenzellen. Ferner haben Ancel und Bouin[4]) Untersuchungen über diese Frage angestellt. Bei akuten Krankheiten mit schnellem Verlauf, wie Pneumonie und Tuberkulose, fanden sie eine Hypertrophie des Zwischengewebes. Diese Hypertrophie ist allerdings nicht immer in

[1]) Zit. nach Biedl, Innere Sekretion. 2. Aufl. 1913.

[2]) Hansemann, Ueber die sogenannten Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei pathologischen Veränderungen. Virchows Archiv, B. 142, 1895. — Hansemann kommt auch das Verdienst zu, als erster darauf hingewiesen zu haben, dass die Zwischenzellen „ein bestimmtes Organ darstellen mit einer veränderlichen physiologischen Funktion". Vgl. S. 544.

[3]) Zit. nach Kasai, Ueber die Zwischenzellen des Hodens. Virchows Archiv f. patholog. Anat., B. 194, 1918.

[4]) Ancel et Bouin, La glande interstitielle du testicule et la défense de l'organisme. I. Hypertrophie ou atrophie partielle de la glande interstitielle au cours de certaines maladies chez l'homme. C. r. Soc. Biol. 1905. Ier sem., p. 553.

gleicher Weise ausgesprochen und sie kann auch ganz fehlen. Auch bei chronischen Krankheiten, so bei der Phthise, kann eine Hypertrophie der Zwischenzellen zustandekommen. Die Hypertrophie kann ein solches Mass erreichen, dass die zwischen den Samenkanälchen gelegenen Züge von Leydig'schen Zellen doppelt so breit werden als unter normalen Verhältnissen. Die Zellen weisen Zeichen starker sekretorischer Aktivität auf. Es kann aber bei Krankheiten auch zu einer Degeneration und sogar zu einer völligen Atrophie der Zwischenzellen kommen, was namentlich bei länger dauernder Kachexie der Fall ist. Die Zahl der Zwischenzellen ist vermindert, die Zellen sind klein und von Pigment erfüllt, ihre Ränder sind angenagt. Bei experimenteller Infektion oder bei starken Blutverlusten[1]) tritt schon nach wenigen Tagen eine Hypertrophie des Zwischengewebes ein, während im Endstadium einer chronisch verlaufenden Infektion oder Intoxikation (allgemeine experimentelle Tuberkulose oder über Monate fortgesetzte Alkoholintoxikation) eine Atrophie des Zwischengewebes eintreten kann, ebenso bei einer sehr schweren letal endenden akuten Infektion. Kasai[2]) fand bei akuten Erkrankungen, wie Pneumonie und Miliartuberkulose, keine Besonderheiten im Verhalten der Zwischenzellen; bei Septikämie und eitrigen Peritonitiden war das Verhalten schwankend: manchmal war die Zwischensubstanz normal, in anderen Fällen waren die Zwischenzellen deutlich vermehrt. Bei chronischen Erkrankungen der Zirkulationsorgane und Bronchien trat nur ausnahmsweise eine Vermehrung der Zwischenzellen ein. Bei Karzinom fand Kasai die Zwischenzellen nicht vermehrt, auch wenn die Hodenkanälchen atrophisch waren. Eine ausgesprochene Zunahme der Zwischenzellen konnte Kasai bei Individuen feststellen, die an Tuberkulose verstarben: bei 17 von 22 untersuchten Fällen fand er die Zwischenzellen vermehrt. Die Hodenkanälchen waren in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger atrophisch. In manchen Fällen war auch die Zwischensubstanz in

[1]) Ancel et Bouin, Hypertrophie ou atrophie partielle de la glande interstitielle dans certaines conditions expériment. C. r. Soc. Biol. 1905, Ier sem., p. 554.

[2]) Kasai, l. c. Vgl. S. 9 u. ff.

Degeneration begriffen; die Zwischenzellen waren in diesen Fällen sehr protoplasmaarm („ruhende Zwischenzellen“ von Kasai).

Nach alledem kann mann sagen, dass wohl in der Mehrzahl der Fälle bei eingreifenden akuten und chronischen Krankheiten die Zwischenzellen zunächst mit einer Vermehrung reagieren, wobei, wie Kasai hervorhebt, zuweilen auch mitotische Kernteilungsfiguren beobachtet werden können. Es kommen jedoch augenscheinlich grosse Schwankungen vor. Wird der Organismus durch die akute oder chronische Krankheit weitgehend geschädigt, so tritt wahrscheinlich eine Atrophie der Zwischenzellen ein.

Alfred Kohn[1]) hat darauf hingewiesen, dass in den pathologischen Fällen, wo die Zwischenzellen vermehrt sind, ein Missverhältnis zwischen Virilität und Zwischensubstanz besteht, und er glaubt in diesem Missverhältnis ein Moment zu sehen, das gegen die Annahme einer innersekretorischen Funktion der Zwischenzellen spricht. Ich habe schon im 5. Abschnitt dieses Kapitels, auf Grund von Analogien, zu zeigen versucht, dass eine vermehrte Abgabe von innerem Sekret in den Kreislauf nicht unbedingt zu einer vermehrten innersekretorischen Wirkung führen muss. Ferner kommt in Betracht, dass die Wirkung ja nicht allein von der Menge des inneren Sekrets, sondern auch von der Reaktionsfähigkeit des Substrats, im gegebenen Fall des zentralen Nervensystems, abhängt. Dieses büsst jedoch bei akuten und chronischen Krankheiten zweifellos an Reaktionsfähigkeit oder Erregbarkeit ein, so dass die Erotisierung auch bei einem vermehrten Zufluss eines wirksamen inneren Sekrets die normale Schwelle nicht erreicht. Im Uebrigen ist es noch sehr fraglich, ob die bei Krankheiten vermehrte Zwischensubstanz sich in einem normalen Zustand befindet. Nach Kasai (l. c. S. 8, 10 und 12) findet man in manchen Fällen von Allgemeinerkrankungen, namentlich Tuberkulose, die ganze Hodensubstanz, sowohl die Hodenkanälchen als das Interstitium, in Degeneration, wobei die Zwischenzellen sehr oft die sogenannte „ruhende Form“ — wenig Protoplasma und elliptisch geformter Kern — aufweisen. Ancel und Bouin haben sich auf den Stand-

[1]) Alfred Kohn, l. c. Vgl. S. 80.

punkt gestellt, dass die Hypertrophie der Pubertätsdrüse in Krankheiten ein Mittel der Verteidigung für den Organismus darstellt. Voinov[1]) will sogar auf Grund verschiedener Versuche und Erwägungen dem Zwischengewebe die spezielle Aufgabe zuschreiben, chemische Schutzmittel für den generativen Anteil der Geschlechtsdrüse zu produzieren. Alle diese Hypothesen sind jedoch in ganz ungenügender Weise begründet. Auf jeden Fall aber erscheint es mir nicht gerechtfertigt, in dem Missverhältnis, wie es bei verschiedenen Krankheiten zwischen der vermehrten Anzahl der Zwischenzellen und der herabgesetzten Erotisierung des Nervensystems besteht, einen Beweis gegen die innersekretorische Funktion der Zwischenzellen zu sehen.

Es braucht kaum betont zu werden, dass allen Versuchen, die darauf hinausgehen, das Verhalten der Geschlechtsdrüse unter verschiedenen Bedingungen, wie Krankheit und Intoxikation, zu studieren, in verschiedener Beziehung eine grosse Bedeutung zukommt. Es ist sehr wohl möglich, dass die Fälle von Sterilität infolge von Intoxikationen, und Infektionen viel häufiger sind, als wir bisher angenommen haben. Da eine Zerstörung des spermatogenen Gewebes von irgendwelchen Kastrationsfolgen nicht begleitet ist, so müssen viele Fälle von Sterilität beim Manne der oberflächlichen Betrachtung entgehen. Die Schuld wird in Fällen von Kinderlosigkeit wohl manchmal in unmotivierter Weise auf irgend eine Anomalie bei der Frau geschoben.

* * *

Aus unseren Betrachtungen ergeben sich folgende Schlüsse:

Die innersekretorische Funktion der männlichen Geschlechtsdrüse der Säugetiere ist von dem spermatogenen Anteil des Hodens völlig unabhängig. Im Hoden ist neben dem samenbildenden Gewebe eine innersekretorische Drüse vorhanden, deren Aufgabe es ist, die körperlichen und psychischen Geschlechtsmerkmale zur Reife zu bringen und sie im Zustand

[1]) Voinov, Sur le rôle probable de la glande interstitielle. C. r. Soc. Biol. 1905. 1er sem., p. 414. — Les spermatotoxines et la glande interstitielle. Eda. p. 688.

der Reife zu erhalten. Die innersekretorische Drüse oder die Pubertätsdrüse ist ein Organ für sich, das mit dem samenbildenden Gewebe des Hodens nur örtlich vereinigt ist.

Es ist sehr warscheinlich, dass die Zwischenzellen das innersekretorische Organ im Hoden darstellen. Ein Anteil der Sertoli'schen Zellen an der inneren Sekretion ist auf Grund der vorliegenden Tatsachen nicht anzunehmen.

Die Lehre von der Pubertätsdrüse gilt auch für den Menschen, und zwar erstreckt sich auch hier die Wirkung der Pubertätsdrüse in gleicher Weise auf Körper und Psyche.

Es ist wahrscheinlich, dass beim Menschen die Pubertätsdrüse im Laufe der individuellen Entwicklung zwei Mal einen Gipfelpunkt erreicht: den ersten in der frühen Embryonalzeit, den zweiten um die Mitte des zweiten Jahrzehnts. Im Kindesalter verharrt die Pubertätsdrüse augenscheinlich in einem „intermediären" Zustand, in welchem die innere Sekretion der Zwischenzellen weniger ausgesprochen ist oder sogar ganz ruht.

Was bisher als „Pubertätsalter" bezeichnet wurde, ist wahrscheinlich nur die „zweite grosse Phase der Pubertät"; die „erste grosse Phase der Pubertät" ist in die frühe Embryonalzeit zu verlegen, wo die Umbiegung der asexuellen Embryonalform nach der männlichen Seite erfolgt. Zwischen der ersten und zweiten grossen Phase der Pubertät liegt die „intermediäre Phase der Pubertät", die dem Kindesalter entspricht, wo die weitere Ausbildung der Geschlechtsmerkmale nur langsam weiterschreitet.

B. Zur Frage über die männliche Pubertätsdrüse bei anderen Arten.

Wir haben uns bisher mit der männlichen Pubertätsdrüse allein der Säugetiere beschäftigt. Es wäre aber von dem grössten Interesse,

das Problem der Pubertätsdrüse in vergleichend-physiologischer Richtung zu vertiefen. Die Frage lautet, ob auch bei anderen Arten, bei denen eine Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen festgestellt ist, die generativen Zellen des Hodens für die innersekretorische Funktion belanglos sind und ob auch bei anderen Arten Zellen, die nicht zum spermatogenen Teil des Hodens gehören, für die innere Sekretion desselben verantwortlich gemacht werden können. Wie wir oben schon erwähnt haben, liegen einstweilen systematische Untersuchungen in dieser Richtung nicht vor. Nur für die Vögel ist die Frage eingehender bearbeitet worden.

Befunde von Harms[1]) am Regenwurm scheinen zunächst dafür zu sprechen, dass hier allein die Fortpflanzungszellen eine innersekretorische Funktion ausüben. Wie wir oben gesehen haben, ist beim Regenwurm eine Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von der männlichen Geschlechtsdrüse mit Sicherheit nachgewiesen. In den männlichen Geschlechtsdrüsen der Regenwürmer finden sich aber ausser bindegewebigen Hüllzellen nur noch Keimzellen. In ihnen will denn auch Harms die Träger der inneren Sekretion sehen. Ferner hat Harms nachgewiesen[2]), dass das Bidder'sche Organ der Kröte (Bufo vulgaris) innersekretorische Funktion besitzt, indem es die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale, so der Daumenschwielen, anzuregen vermag. Das Bidder'sche Organ ist als eine rudimentäre weibliche Geschlechtsdrüse zu betrachten, in der nach Harms kein Zwischengewebe vorhanden ist. Es kämen hier als Träger der inneren Sekretion allein die degenerierenden Eizellen des Bidder'schen Organs in Betracht. Es lässt sich jedoch nicht ganz ausschliessen, dass hier auch Zellen, die zum Bindegewebe gehören, innersekretorische Funktionen ausüben könnten, die wir bei den Säugetieren einer wohl differenzierten Pubertätsdrüse zuschreiben. Ich glaube, dass die bindegewebige Natur eines Gewebes nicht als Beweis gegen eine innersekretorische Funktion desselben benutzt

---

[1]) Harms, Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen. Jena 1914, vgl. S. 117 u. 158.

[2]) Harms, l. c S. 117 u. ff.

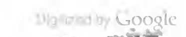
werden kann. Das gilt, wie wir oben ausgeführt haben, in gleicher Weise für die Zwischenzellen des Säugetier-Hodens, für den Fall, dass sie vom Mesenchym abstammen, wie Ancel und Bouin annehmen; und das gilt auch, wie wir noch sehen werden, für die Zellen der weiblichen Pubertätsdrüse.

Verschiedene Autoren haben das Verhalten der Zwischenzellen bei den Amphibien untersucht, bei denen diese Zellen gut ausgesprochen sind und einen Saisondimorphismus ausfweisen[1]). Wie bei den Säugetieren (Vgl. S. 158), so fällt auch bei den untersuchten Amphibien das Maximum der Zwischensubstanz in die Zeit der Brunst, so dass die Kurve der Zwischensubstanz auch bei den Amphibien mehr oder weniger parallel mit der Kurve des generativen Anteils verläuft (Abb. 61 a). Das gilt für Rana fusca und Rana viridis, für Hyla arborea und für die Kröte. Nur Rana esculenta macht eine Ausnahme. Hier hat Champy[2]) Befunde erhoben, die denjenigen von Regaud, Tandler und Groß am Maulwurfshoden ähnlich sind. Champy fand nämlich, dass bei Rana esculenta die Zwischensubstanz des Hodens am stärksten im Herbst ausgebildet ist, zu einer Zeit, wo die Spermatogenese aufhört. Die Zwischenzellen nehmen um diese Zeit einen drüsigen Charakter an, um ihn im nächsten Juli, zur Zeit, wo die Spermatogenese wieder beginnt, ziemlich plötzlich wieder einzubüssen. Auch hier fällt die eigentliche Brunst nicht mit dem Höhepunkt in der Entwicklung der Zwischensubstanz zusammen. Alle Schwierigkeiten der Deutung, auf die wir im Abschnitt über den Saisondimorphismus des Hodens bei den Säugetieren hingewiesen haben, machen sich auch hier wieder geltend, wo die Befunde von Champy so aus der Reihe fallen. Wie beim Maulwurf, könnte man ja auch hier von einer Vorbereitung der Spermatogenese durch die Zwischenzellen sprechen; aber man darf sich nicht darüber hinwegtäuschen, dass die Befunde von Champy mit der Annahme, dass

---

[1]) Vgl. die Literatur bei Rasmussen, Seasonal changes in the interstitial cells of the testis in the woodchuck (Marmota monax). Amer. Jl. of Anatomy, Vol. 21. 1917.

[2]) Champy, Note sur les cellules interstitielles du testicule chez les batraciens anoures. C. r. Soc. Biol. 1908, p. 895.



die Zwischenzellen den innersekretorischen Teil des Hodens darstellen, einstweilen ebensowenig in Einklang zu bringen sind, wie diejenigen von Regaud, Tandler und Groß am Maulwurf. Es

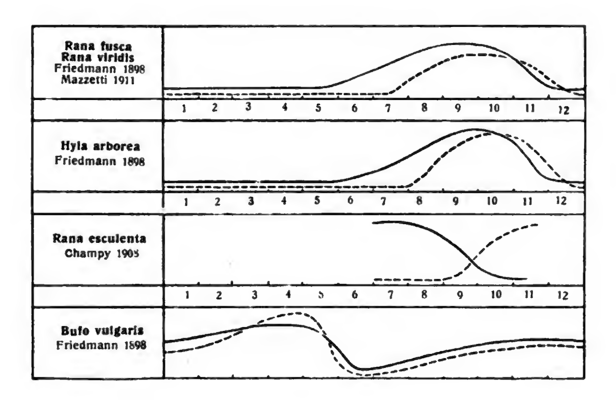


Abb. 61 a.

Schematische Darstellung der Entwicklungsphasen des generativen Gewebes und der Zwischensubstanz im Hoden von Amphibien. Ausgezogene Linie — Verhalten der Spermatogenese; unterbrochene Linie ---- Verhalten der Zwischensubstanz. Bei Rana fusca und viridis, bei Hyla arborea und Bufo vulgaris verlaufen beide Kurven parallel. Dagegen ist bei Rana esculenta der Verlauf beider Kurven entgegengesetzt, ähnlich wie wir das beim Maulwurf gesehen haben (vgl. Abb. 60, S. 158). Nach einer Zeichnung von Rasmussen.

sei denn, dass die Abnahme der Zwischensubstanz während der Spermatogenese in der Brunst auch bei Rana esculenta nur scheinbar ist.

Für die vergleichend-physiologische Vertiefung des Problems müssen Untersuchungen an Vögeln von grosser Bedeutung sein, denn die Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsdrüsen ist bei ihnen, wie wir uns überzeugen konnten, besonders augenfällig. Auch kommt hinzu, dass bei zahlreichen Vögeln ein periodischer Wechsel in der Ausgestaltung der äusseren Geschlechtsmerkmale stattfindet, was wiederum Anknüpfungspunkte für zahlreiche Fragestellungen bietet.

Die Meinungen der Autoren gehen noch sehr darüber auseinander, ob und in welchem Umfang im Hoden der Vögel Zwischenzellen vorhanden sind, ebenso über die zeitlichen Verhältnisse im Vorkommen der Zwischenzellen. Eingehendere Untersuchungen über alle diese Fragen sind erst in den letzten Jahren ausgeführt worden.

Eine der ersten Arbeiten über die Zwischenzellen im Hoden des Hahnes hat des Cilleuls ausgeführt[1]). Nach des Cilleuls ist beim Hahn die Zwischensubstanz in den ersten Wochen — also zu einer Zeit, wo die von den Geschlechtsdrüsen abhängigen Geschlechtsunterschiede noch nicht vorhanden sind — noch wenig ausgebildet. Am 45. Tage beginnt eine massenhafte Umbildung von Bindegewebszellen in polyedrische Zwischenzellen, die mit den Blutgefässen in enger Beziehung stehen. Um diese Zeit beginnt auch die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale, so der Kopfanhänge, und des Cilleuls schliesst aus diesen Beobachtungen, dass das Auftreten der Geschlechtsmerkmale beim Hähnchen mit der Ausbildung der Zwischensubstanz im Hoden parallel geht.

Diesen positiven Befunden von des Cilleuls stehen die Ergebnisse der umfangreichen Untersuchungen gegenüber, die Boring und Pearl[2]) ausgeführt haben. Boring und Pearl haben ein

---

[1]) des Cilleuls, A propos du déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. C. r. Soc. Biol. 1912. p. 371.

[2]) Boring and Pearl, Interstitial cells in the reproductive organs of the chicken. The Anatomical Record, Vol. 13, 1917. — Hier auch zahlreiche Literaturangaben.



sehr grosses Material, aus über 60 Tieren bestehend, verarbeitet und zwar sowohl eben ausgeschlüpfte Hähnchen, als Tiere im Alter von wenigen Tagen bis zu achtzehn Monaten. Beim eben ausgeschlüpften Hähnchen fanden sie eine geringe Anzahl von Zwischenzellen; in den Hoden von älteren Tieren konnten jedoch kein einziges Mal Zwischenzellen nachgewiesen werden. Die interstitiellen Zellen verschwinden nach Boring und Pearl aus dem Hoden im Alter von etwa sechs Monaten. Die Autoren sind der Meinung, dass des Cilleuls und die anderen Autoren, die, wie Mazzetti und Reeves[1]), Zwischenzellen im Hoden des Hahnes nachgewiesen haben, wohl einem Irrtum verfallen sind, indem sie vielleicht kleine Stücke von Samenkanälchen, die von Bindegewebe umgeben sind, für Zwischengewebe hielten. Boring und Pearl weisen darauf hin, dass sie in ihren eigenen Präparaten zahlreiche solche Stellen gefunden haben, die manchen Abbildungen von Zwischenzellen entsprechen. Das einzige Mittel, Zwischenzellen mit Sicherheit nachzuweisen, sei eben eine differentielle Färbung, wie sie in den Untersuchungen von Boring und Pearl, nicht aber in denjenigen der anderen Autoren, angewendet wurde[2]). Nach alledem kommen Boring und Pearl zum Schluss, dass die Zwischenzellen im Hoden der Hühnervögel vollkommen fehlen können und in der Regel auch vollkommen fehlen. Sie sind der Meinung, dass die Zwischenzellen des Hodens bei den Hühnervögeln kaum in irgend einer Beziehung zur Ausbildung der Geschlechtsmerkmale stehen.

Die Frage über die Funktion der Zwischenzellen im Hoden der Vögel hat zuletzt wieder Pézard[3]) aufgenommen. Pézard konnte den Befund von des Cilleuls bestätigen, dass das Zwischengewebe im Hoden des Hahnes in der ersten Zeit gut ausgebildet ist, was ja auch mit den späteren Befunden von Reeves, Boring und Pearl ziemlich übereinstimmt. Im Einklang mit den beiden letzteren Autoren fand Pézard, dass das Zwischengewebe zu Ende des zweiten

---

[1]) Zitiert nach Boring and Pearl, l. c.

[2]) Vgl. Boring and Pearl, l. c., p. 264 und 258.

[3]) Pézard, Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. Paris 1918. p. 109—117.

und zu Anfang des dritten Monats an Umfang abnimmt; Pézard erwähnt jedoch selbst, dass diese Abnahme vielleicht nur scheinbar ist, da unterdes der generative Anteil des Hodens stärker an Umfang zugenommen hat. Im vierten Monat nimmt das Zwischengewebe weiter ab, während die Samenkanälchen grösser werden und die Spermatogenese beginnt. Beim acht Monate alten Hahn sind die Zwischenzellen fast ganz geschwunden. Stellt man den Wechsel im

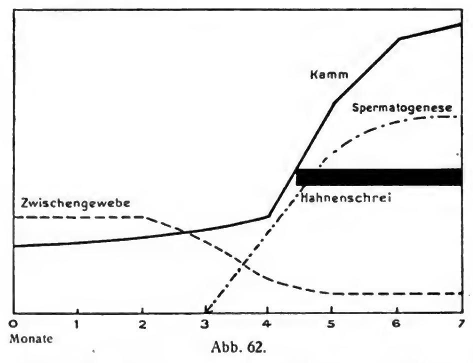


Abb. 62.

Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen dem Zwischengewebe und den Geschlechtsmerkmalen beim Hahn. Zur Zeit, wo das diskordante Wachstum des Kammes, der Hahnenschrei und die sexuellen Instinkte in Erscheinung treten, soll die Menge des Zwischengewebes geringer sein als früher; dagegen fallen die Spermatogenese und das diskordante Wachstum des Kammes zeitlich zusammen. Nach Pézard.

Zustande der Zwischensubstanz im Hoden des Hahnes in den ersten sieben Monaten des Lebens schematisch in Form einer Kurve dar (Abb. 62), so sieht man deutlich, dass die Ausbildung der Geschlechtsmerkmale mit der Entwicklung der Zwischensubstanz zeitlich nicht zusammenfällt: das diskordante Wachstum des Kammes und das Auftreten der sexuellen Instinkte fällt in eine Zeit, wo die Zwischensubstanz schon ihrem Minimum sehr nahe ist. Da aber das diskordante Wachstum des Kammes und die sexuellen Instinkte nur

dann vorhanden sind, wenn das innere Sekret des Hodens ununterbrochen in den Kreislauf gelangt, so schliesst Pézard, dass die Geschlechtsmerkmale beim Hahn durch ein inneres Sekret nicht der Zwischenzellen, sondern der generativen Teile des Hodens gestaltet und erhalten werden.

Gegenüber der Auffassung von Boring, Pearl und Pézard ist jedoch derselbe Einwand möglich, den wir oben gegenüber den Befunden am Maulwurf und am Frosch erhoben haben: dass die Abnahme der Zwischensubstanz im Hoden des Hahnes in den späteren Monaten vielleicht nur scheinbar ist — eine Möglichkeit, die ja auch Pézard selbst nicht ausschliesst. Der Hoden nimmt im Laufe der Monate infolge der Ausbildung der Samenkanälchen stark an Umfang zu und die Zwischenzellen, deren Zahl unverändert geblieben ist, sind nun auf einen viel grösseren Raum verteilt als in den ersten Wochen des Lebens. Das muss natürlich eine Abnahme der Zwischensubstanz vortäuschen.

Die Transplantationsversuche am Hahn können für die Frage über die innersekretorische Funktion der Zwischenzellen einstweilen nicht verwertet werden, da nach den Befunden von Foges und Pézard der spermatogene Anteil im transplantieren Hoden — anders als bei den Säugetieren — augenscheinlich nicht degeneriert. Die Frage sollte jedoch noch eingehender experimentell verfolgt werden.

Eine Reihe von Untersuchungen über den Anteil der verschiedenen Gewebe des Hodens an der innersekretorischen Funktion desselben bei verschiedenen anderen Vögeln hat Loisel ausgeführt. Kurz vor der Brunst nimmt der Hoden bei zahlreichen Vögeln ganz ausserordentlich an Umfang zu [1]). Loisel [2]) glaubt nun gefunden zu haben, dass beim Sperling und einer aus Madagaskar stammenden Art, die er untersucht und bei denen er die Vergrösserung des Hodens vor der Brunst beobachtet hat, die spermatogenen Zellen und die Sertoli'schen Zellen von Fettröpfchen erfüllt sind, während die interstitiellen Zellen keine

[1]) Vgl. die Angaben bei Marshall, Physiology of Reproduction. London 1910. p. 24. Hier auch die Literatur.

[2]) Loisel, Sur le lieu d'origine, la nature et le rôle de la sécrétion interne du testicule. C. r. Soc. Biol. 1902, p. 1034.

Zeichen von sekretorischer Aktivität aufweisen. Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen an andern Vogelarten schliesst Loisel, dass die innersekretorische Funktion den Samenbildungszellen und den Sertoli'schen Zellen zukommt, dass ihre innersekretorische Tätigkeit, nicht diejenige der interstitiellen Zellen, die Erscheinungen der Brunst bedinge. Loisel erwähnt jedoch, dass er bei einer anderen Spezies, so beim Kanarienvogel, Fettkörnchen auch in den interstitiellen Zellen gesehen hat, die hier in einer geringen Anzahl vorhanden sind. Während der embryonalen Entwicklung hat Loisel übrigens auch beim Sperling in den interstitiellen Zellen Zeichen einer sekretorischen Funktion beobachten können. Loisel hat gefunden, dass schon lange vor der Bildung von Samenkanälchen, überhaupt vor der sexuellen Differenzierung der Geschlechtsdrüse, in der Anlage derselben neben den Zellen des Keimepithels auch interstitielle Zellen vorhanden sind, die ganz von Fettkörnchen erfüllt sind. Diese interstitiellen Zellen nehmen aber allmählich an Menge ab, um im Hoden des erwachsenen Tieres ganz zu verschwinden [1]).

Untersuchungen über die Zwischensubstanz im Hoden des Silber- und Gold-Fasans hat Pézard ausgeführt. Es hat sich bei beiden untersuchten Arten, namentlich beim Silber-Fasan, ergeben, dass die Zwischenzellen vor der Geschlechtsreife reichlich vorhanden sind, dass sie aber wie beim Hahn beinahe ganz schwinden, wenn die erste Spermatogenese vollendet ist, d. h. wenn die sexuelle Reife erreicht ist, was mit der ersten grossen Mauserung im Frühling und Sommer zusammenfällt. Der Fasan ist für Untersuchungen über die innersekretorische Funktion der Zwischenzellen umso geeigneter, als er eine Brunstperiode hat, in welcher sein psycho-sexuelles Verhalten eine Veränderung erfährt. Beim Gold-Fasan konnte Pézard feststellen, dass in der Zeit der sexuellen Ruhe, wo der generative Anteil des Hodens wieder ein beinahe embryonales Aussehen hat, die Zwischenzellen aufs neue sehr zahlreich werden. Diese Beobachtung steht in Einklang mit den Befunden am Maulwurfshoden und am Hoden von Rana esculenta. Natürlich wäre

[1]) Loisel, Sur l'origine embryonnaire et l'évolution de la sécrétion interne du testicule. C. r. Soc. Biol. 1902, p. 952.

auch hier der Einwand zu erheben, dass die Abnahme der Zwischensubstanz vielleicht nur scheinbar ist.

Wie Champy, Tandler und Groß nimmt auch Pézard auf Grund seiner Untersuchungen am Hahn und an Fasanen an, dass bei den Vögeln die Spermatogenese mit der Ausbildung des Zwischengewebes im Zusammenhang steht. Mit Bezug auf die übrigen Geschlechtsmerkmale ist jedoch Pézard, wie gesagt, der Meinung, dass sie durch ein inneres Sekret nicht der Zwischenzellen, sondern der Samenzellen oder der Sertoli'schen Zellen gestaltet und erhalten werden. Die Vögel würden sich dann in dieser Beziehung ganz anders verhalten als die Säugetiere. Ich glaube aber, dass man die Frage einstweilen noch nicht als abgeschlossen betrachten kann. Es müssen noch weitere und eingehendere Untersuchungen folgen, bis man die Frage in dem einen oder dem anderen Sinne wird entscheiden können. Man darf sich über die hier vorliegenden Schwierigkeiten nicht täuschen. Sie werden wohl nur durch Anwendung geeigneter histologischer Differenzierungsmethoden und durch verschärfte Kritik bei der Beurteilung der Zahl der Zwischenzellen zu überwinden sein.

V. Kapitel.

Die weibliche Pubertätsdrüse.

„Gegensätze in der Wissenschaft lösen sich . . . durch die Wissenschaft selbst."
Karl Marx.

A. Die weibliche Pubertätsdrüse der Säugetiere.

In ähnlicher Weise, wie man versucht hat, eine männliche Pubertätsdrüse im Hoden zur isolierten Wirkung zu bringen, so ist das auch mit Bezug auf eine weibliche Pubertätsdrüse im Ovarium der Säugetiere geschehen. Als Mittel hierzu bediente man sich der Röntgenbestrahlung und der Transplantation. Bevor wir uns diesem experimentellen Material zuwenden, wollen wir versuchen, in aller Kürze die einzelnen geweblichen Anteile des Ovariums zu kennzeichnen, die als weibliche Pubertätsdrüse in Betracht kommen könnten.

1. Die „Zwischensubstanz" des Ovariums.

Das Ovarium wird in der Regel histologisch eingeteilt in den Follikelapparat und das Stroma. Es fragt sich nun, ob es ausserhalb des eigentlichen Follikelapparates im Ovarium Zellen gibt, die den Leydig'schen Zellen des Hodens als morphologisch gleichwertig betrachtet werden könnten. Wenn auch die Verhältnisse im Ovarium viel komplizierter sind als im Hoden, so ist es heute doch sehr wahrscheinlich geworden, dass bei allen bisher untersuchten Arten unter den Säugetieren solche Zellen im Ovarium vorhanden sind, wenn auch in wechselnder Menge, je nach der Spezies, je nach dem Alter und je nach dem Zustand des Individuums. Zahlreiche Autoren haben diese Zellen erwähnt. Ihr eingehendes Studium hat jedoch erst vor etwa 20 Jahren begonnen. Limon[1]) hat sie beim Kaninchen (Abb. 63) und Meerschweinchen,

[1]) Limon, Etude histologique et histogénique de la glande interstitielle de l'ovaire. Thèse de Nancy, 1901.

bei der Ratte (Abb. 64) und Maus, bei der Fledermaus, beim Maulwurf

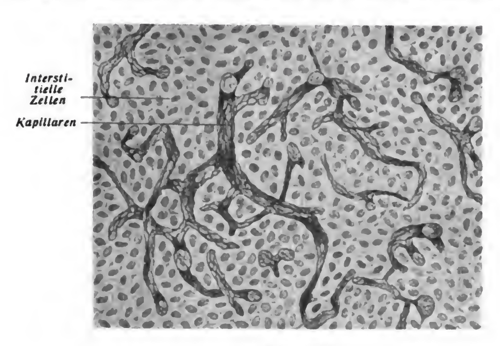


Abb. 63.

Schnitt durch das Ovarium eines Kaninchens. 180mal vergrössert. Fixiert in Alkohol; gefärbt mit Pikrokarmin; Blutgefässe mit Silbernitrat $^{1}/_{300}$ injiziert. Man sieht die Kapillaren mit den imprägnierten Endothelzellen, vom Parenchym der interstitiellen Zellen umgeben. Nach Limon.

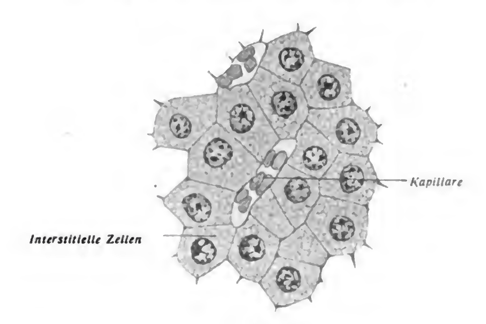


Abb. 64.

Schnitt durch das Ovarium einer erwachsenen weissen Ratte. 1000mal vergrössert. Fixiert in Formolpikrin, gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Eosin. Man sieht eine Kapillare mit Blutkörperchen und interstitielle Zellen. Nach Limon.

und Igel nachweisen können. Nach Limon handelt es sich um grosse epitheloide, gewöhnlich polyedrische Zellen von deutlich drüsiger Natur, die um Blutgefässe gruppiert sind. Sie liegen in Nestern oder Strängen, die durch dünne Bindegewebszüge von einander abgegrenzt sind. Das Bindegewebe enthält Blutgefässe, von denen Kapillaren auch in die Nester selbst eintreten. Bei der Fledermaus und dem Maulwurf bilden die Zellen ein Parenchym, das nur von Blutgefässen durchzogen ist und beinahe das ganze Organ einnimmt. Die Zellen erinnern in nichts an gewöhnliche Bindegewebszellen, sie sind vielmehr den Zellen der Nebennierenrinde oder der Leber ähnlich. Sie sind etwas kleiner als die Zellen des Corpus luteum. Ihr Kern ist bei manchen Arten verhältnismässig gross. Das fein granulierte Protoplasma der Zellen enthält Fetteinschlüsse, die aber nie in grossen Tropfen auftreten. Lutein konnte Limon in den Zellen nicht finden. Die Beziehungen der epitheloiden Zellen zu den Blutgefässen sind am engsten beim Kaninchen, wo fast jede Zelle sich mit einem Blutgefässe berührt.

Bei einer sehr grossen Anzahl von Arten haben Fraenkel[1]) und seine Schülerin Schaeffer[2]) die Frage untersucht, ob epitheloide Zellen im Stroma des Ovariums vorhanden sind. Es wurden insgesamt über achtzig verschiedene Arten aus der Klasse der Säugetiere untersucht. In Uebereinstimmung mit Limon fanden auch diese Autoren bei einer grossen Anzahl von Arten im Stroma des Ovariums grosse polyedrische, meist protoplasmareiche, stark gekörnte Zellen mit einem grossen Kern. Die Zellen liegen in Haufen, Strängen, Nestern oder Läppchen (Abb. 65), oder sie bilden ein einziges zusammenhängendes Gewebegebiet (vgl. die obere Figur der Tafel). Sie können $^1/_{10}$ bis $^9/_{10}$ des ganzen Ovariums ausmachen. Die epitheloiden Zellen enthalten nach Fraenkel in der Regel einen eigentümlichen, meist gelben oder grünlichen Farbstoff und erinnern bis zu einem gewissen Grade an die Luteinzellen des Corpus luteum.

[1]) L. Fraenkel, Vergleichend histologische Untersuchungen über das Vorkommen drüsiger Formationen im interstitiellen Eierstockgewebe (glande interstitielle de l'ovaire). Arch. f. Gynäkologie, B. 75, 1905.

[2]) A. Schaeffer, Vergleichend histologische Untersuchungen über die interstitielle Eierstockdrüse. Arch. f. Gynäkologie, B. 94, 1911.

Fraenkel und Schaeffer haben diese Zellen jedoch nicht bei allen Arten gefunden. Fraenkel fand sie bei 22 von ihm untersuchten Arten vor, nicht bei anderen 24 Arten (von jeder Art wurde bloss je ein Exemplar untersucht). Wichtig für die Beurteilung der Befunde von Fraenkel ist die Tatsache, dass er die epitheloiden Zellen nicht



Abb. 65.
Interstitielles Gewebe aus dem Ovarium von Phascolomys (zu den Beuteltieren gehörig). Mikrophotographie bei schwacher Vergrösserung. Anordnung der epitheloiden Zellen des Stromas in Form von Läppchen. In den Läppchen sieht man da und dort, z. B. links, eine schollig degenerierte Eizelle, was darauf hinweist, dass die Läppchen aus atretischen Follikeln hervorgegangen sind. Vgl. darüber den Abschnitt A 2 dieses Kapitels. Nach L. Fraenkel.

bei allen Spezies derselben Ordnung vorfand. Bei nahe verwandten Arten fand er ein verschiedenes Verhalten. Bei der einen Art unter den Bären waren diese Zellen vorhanden, bei der anderen nicht; bei 9 Raubtierarten konnten die Zellen nachgewiesen werden, bei 6 anderen nicht, usw. Aehnlich war das Ergebnis der Untersuchungen von Schaeffer. Sie untersuchte 50 Arten, von denen 11 schon

Fraenkel — an anderen Exemplaren — untersucht hatte. Es ist nun von grossem Interesse, dass in drei Fällen Fraenkel und Schaeffer bei ein und derselben Art entgegengesetzte Verhältnisse im Ovarium feststellten. Wie Schaeffer in einer kritischen Betrachtung der Ergebnisse hervorhebt, war nur in 6 von 11 Fällen volle Uebereinstimmung zwischen den Befunden von Fraenkel und Schaeffer vorhanden. Und mit Recht bemerkt Schaeffer auf Grund dieser vergleichenden Betrachtung, dass auch bei ein und derselben Spezies das Vorkommen von epitheloiden Zellen im Stroma des Ovariums nicht konstant sei. Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchungen von Fraenkel und Schaeffer zusammen, so können wir sagen, dass wenn auch die epitheloiden Zellen im Stroma des Ovariums des einen oder anderen Individuums zu fehlen scheinen, daraus noch nicht geschlossen werden darf, dass sie bei dieser Säugetierart überhaupt nicht vorkommen. Nur so viel geht aus diesen Untersuchungen hervor, dass die epitheloiden Zellen im Stroma des Ovariums ein Gewebe darstellen, das in seiner Menge veränderlich und dessen Ausbildung vom Alter und vom Zustand des Individuums abhängig ist.

Für eine solche Auffassung sprechen namentlich die Untersuchungen, die Aschner[1]) über das Vorkommen dieser Zellen ausgeführt hat. Aschner, der ebenso wie Limon Uebersichtspräparate von ganzen Ovarien anfertigte, die er mit Sudan färbte, konnte die Befunde von Limon bestätigen und er konnte nachweisen, dass bei manchen Arten, bei denen Fraenkel und Schaeffer keine epitheloiden Zellen gefunden haben, wohl ausgebildete epitheloide Zellen vorhanden sein können. So beim Hund und bei der Katze. Bemerkenswert ist der Befund von Aschner, dass diese weiblichen „Zwischenzellen", wie sie schon wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Leydig'schen Zellen am besten zu nennen sind, in den verschiedenen Lebensaltern verschieden stark ausgebildet sind, woraus sich die abweichenden Befunde der Autoren erklären, die dieses Moment nicht berücksichtigten. Bei den von Aschner untersuchten

[1]) Aschner, Ueber Morphologie und Funktion des Ovariums unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Arch. f. Gynäkologie, B. 102, 1914.

Nagern, Insektivoren (Igel), Chiropteren (Fledermaus) und Raubtieren waren die epitheloiden Zellen namentlich vor der Pubertät gut ausgebildet. Aschner fand, dass sie im Laufe der Zeit bis zur Pubertät an Menge stetig zunehmen, um mit dem Auftreten der Brunst, mit dem Auftreten des ersten Corpus luteum mehr in den Hintergrund zu

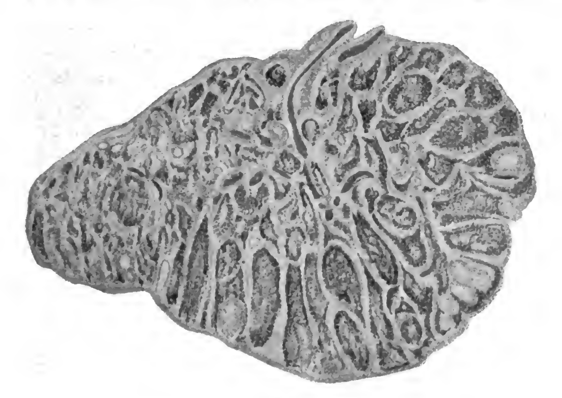


Abb. 66.
Schnitt durch das ganze Ovarium eines geschlechtsreifen virginellen Meerschweinchens. Gefrierschnitt mit Sudan und Hämatoxylin gefärbt. 12mal vergrössert. Die dunklen Stellen auf der Abbildung (Klischee nach einer bunten Tafel) sind die durch Sudan rot gefärbten lipoiden Substanzen. Das interstitielle Gewebe ist in rundliche Felder oder Läppchen gesondert (Ursprung aus atretischen Follikeln). Nach Aschner.

treten (Abb. 66 u. 67). Das ist schon aus räumlichen Gründen der Fall, da die Corpora lutea den grössten Teil des Ovariums einnehmen. Aber auch die Färbbarkeit der Fettkörnchen in den interstitiellen Zellen nimmt nach der Bildung der Corpora lutea meist ab. Weniger ist das bei den Nagetieren der Fall, am meisten bei den Raubtieren, so beim Hund und bei der Katze, bei denen die epitheloiden Zellen nach Auftreten der ersten Corpora lutea eine ganz ausserordentliche Reduktion erfahren. Das interstitielle Gewebe, das

bis zur Geschlechtsreife immer dichter wird, so dass ein mit Sudan gefärbtes Ovarium vom Hund schliesslich ganz von rotgefärbten Fettkörnchenzellen durchsetzt erscheint, schwindet zur Zeit der ersten Brunst derart, „dass man sie wenigstens mit der sonst angewendeten Methodik nicht mehr auffinden kann“ [1]). Da das interstitielle Gewebe

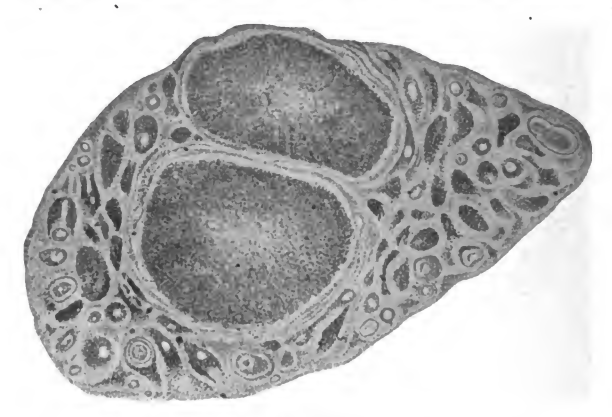


Abb. 67.
Schnitt durch das ganze Ovarium eines brünstigen virginellen Meerschweinchens. Fixierung und Färbung wie oben. 12mal vergrössert. Man sieht zwei Corpora lutea. Das interstitielle Gewebe tritt räumlich in den Hintergrund. Auch die Färbbarkeit der in Läppchen angeordneten Zwischenzellen hat stark abgenommen; die Zellen enthalten jetzt weniger mit Sudan färbbare Fettkörnchen. Nach Aschner.

bei erwachsenen Tieren auch ausserhalb der Brunst und der Gravidität nur wenig entwickelt und bei älteren Tieren im Klimakterium nur in geringen Spuren vorhanden ist, so ist nach Aschner begreiflich, dass diejenigen Autoren, welche ihre Untersuchungen allein an erwachsenen Tieren ausgeführt haben, ein interstitielles Gewebe im Stroma des Ovariums bei den von ihnen untersuchten Arten

[1]) Aschner, Die Blutdrüsenerkrankungen des Weibes und ihre Beziehungen zur Gynäkologie und Geburtshülfe. Wiesbaden 1918. Vgl. S. 32.

überhaupt nicht finden konnten. Schwächer ausgebildet ist nach Aschner das interstitielle Gewebe bei Huftieren, wie Rind, Schaf, Ziege und Pferd, bei Affen und beim Menschen. Es ist bei ihnen eigentlich nur noch rudimentär vorhanden, wenn man es mit dem ausserordentlich entwickelten Gewebe im Ovarium der anderen Säugetiere vergleicht. Aschner, der seine Untersuchungen auf eine ganze Reihe verschiedener Arten ausgedehnt hat und die Ovarien von insgesamt 250 weiblichen Tieren untersucht hat, ist zum Schluss gelangt, dass bei den Säugetieren ein Parallelismus vorhanden ist zwischen der Fertilität, bezw. der mit jedem Geburtsakt zur Welt gebrachten Anzahl der Jungen und der Ausbildung des interstitiellen Gewebes im Stroma des Ovariums. Diejenigen Arten, welche, wie die Nager, Insektivoren, Chiropteren und Raubtiere, gleichzeitig zahlreiche Jungen werfen, haben ein gut ausgebildetes interstitielles Gewebe, das nicht nur während der ganzen Jugendzeit bis zur Geschlechtsreife, sondern zum Teil auch darüber hinaus besteht, wenn es auch nach dem Auftreten der Corpora lutea stark reduziert wird. Im Gegensatz zu diesen fertilen Arten stehen die Huftiere, der Affe und der Mensch, welche bei jedem Geburtsakt nur ein oder zwei Junge zur Welt bringen; bei ihnen ist, wie oben erwähnt, gleichsam nur ein Rudiment eines interstitiellen Gewebes im Stroma des Ovariums vorhanden, das hier fast nie zu einem parenchymatösen Gebilde konfluiert, wie wir es oben bei den Nagern kennen gelernt haben. Wie bei den fertileren Arten das gut ausgebildete interstitielle Gewebe, so wird nach Aschner bei den weniger fertilen das Rudiment eines interstitiellen Gewebes durch das erste Corpus luteum, d. h. mit dem Auftreten der Geschlechtsreife verdrängt. Eine Ausnahme macht unter den Huftieren das Schwein, das sehr häufig und zahlreiche Jungen gleichzeitig wirft. Beim Schwein fand nun Aschner vor der Zeit der Geschlechtsreife das interstitielle Gewebe viel stärker entwickelt als bei den anderen Huftieren, wenn es auch nicht zu einem Ganzen konfluiert wie bei den Nagern. Mit Bezug auf das interstitielle Gewebe im Ovarium stellt das Schwein einen Uebergang von den Nagern zu den Huftieren, Affen und dem Menschen dar. Aschner

fasst das Ergebnis seiner Untersuchungen dahin zusammen, dass das Corpus luteum umso stärker über das interstitielle Gewebe dominiert, je höher eine Art in der Reihe der Säugetiere phylogenetisch steht, und dass auch in der ontogenetischen Entwicklung des Ovariums diese Beziehung zum Ausdruck gelangt. Wir werden in den folgenden Abschnitten dieses Kapitels Gelegenheit haben, darauf hinzuweisen, welch eine Bedeutung den Befunden von Aschner über das Verhalten des interstitiellen Gewebes in den verschiedenen Lebensaltern und bei den verschiedenen Arten in der Reihe der Säugetiere für das Problem der weiblichen Pubertätsdrüse zukommt.

Von besonderem Interesse ist für uns die Frage, wie sich das interstitielle Gewebe im Ovarium der Frau verhält. In der Frage über das Vorkommen der Zwischenzellen im menschlichen Ovarium herrscht jedoch zwischen den Autoren keine Einstimmigkeit. Seitz[1]) und Wallart[2]) haben eine grosse Anzahl von menschlichen Ovarien untersucht, die den verschiedensten Altersstufen, vom fünf Monate alten Embryo bis zur 91jährigen Greisin, angehörten, und aus ihren Untersuchungen hat sich ergeben, dass auch das menschliche Ovarium eine Zwischensubstanz besitzt, aus Zellen bestehend, wie sie Limon und andere bei verschiedenen Säugetieren beschrieben haben. Die fetthaltigen epitheloiden Zellen sind schon im intrauterinen Leben vorhanden. Ihre Zahl nimmt nach Wallart bis zur Pubertät allmählich zu. Mit der Pubertät tritt das interstitielle Gewebe hinter den Follikelapparat zurück, um jedoch während der Schwangerschaft den Höhepunkt seiner Entwicklung zu erreichen. Vielleicht ist das interstitielle Gewebe auch während der Menstruation vermehrt, jedenfalls weisen zwei Beobachtungen von Wallart darauf hin. Im Klimakterium findet man im Ovarium nur noch Reste des interstitiellen Gewebes. Wallart hebt

[1]) Seitz, Die Follikelatresie während der Schwangerschaft, insbesondere die Hypertrophie und Hyperplasie der Theca interna-Zellen (Theka-Luteinzellen) und ihre Beziehungen zur Corpus luteum-Bildung. Arch. f. Gynäkologie, B. 77, 1906.

[2]) Wallart, Untersuchungen über die interstitielle Eierstockdrüse beim Menschen. Arch. f. Gynäkologie, B. 81, 1907.

hervor, dass die in den Zwischenzellen stets vorhandenen feinen Fettkörnchen oft gelb gefärbt sind, wie die Fettkörnchen in den Zellen des Corpus luteum, und dass sie wahrscheinlich Lutein enthalten [1]). Diesen positiven Befunden der Autoren stehen diejenigen von Fraenkel gegenüber, der es auf Grund fremder und eigener Untersuchungen für ausgeschlossen hält, „dass beim

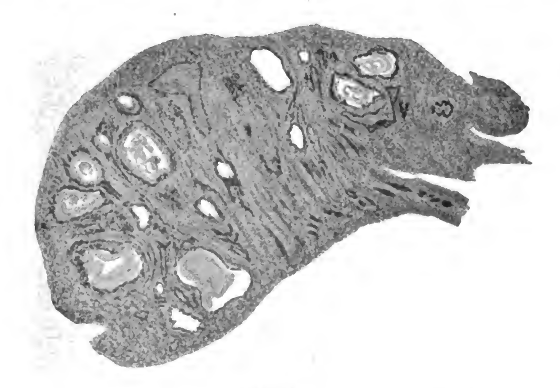


Abb. 68.
Schnitt durch das ganze Ovarium eines 3 Monate alten Mädchens. Fixierung und Färbung wie Abb. 66. Die dunklen Ringe und Massen sind die mit Sudan rot gefärbten interstitiellen Zellen (atretische Follikel). Das interstitielle Gewebe ist gut ausgebildet. Nach Aschner.

erwachsenen Weibe das erwähnte Gewebe auch nur in Andeutungen vorhanden ist" [2]). Schaeffer hat auf Fraenkels Veranlassung in 13 Fällen die Ovarien von Frauen untersucht, die sich in verschiedenen Stadien der Schwangerschaft befanden [3]). Schaeffer kommt zum Schluss, dass in keinem der von ihr untersuchten Ovarien ein Gewebe vorhanden war, das an das interstitielle Gewebe

[1]) Wallart, l. c. S. 327.

[2]) Fraenkel, Vergleich. histolog. Untersuch. etc. Arch. f. Gynäkologie, B. 75, 1905. Vgl. S. 502.

[3]) Schaeffer, l. c. Vgl. S. 531 u. ff.

erinnert hätte, wie es bei Tieren vorkommt. Sieht man jedoch die Beschreibung der einzelnen histologischen Befunde von Schaeffer durch, so wird man sich des Eindruckes nicht erwehren können, dass auch in den von ihr untersuchten Ovarien manche Zellen vorhanden waren, die noch als interstitielles Gewebe anzusprechen wären. Auch Fraenkel bestätigt, dass in der Schwangerschaft die lutein-



Abb. 69.
Schnitt aus dem Ovarium eines 14jährigen Mädchens vor der Geschlechtsreife. Färbung wie Abb. 66. Das interstitielle Gewebe (die dunklen Ringe und Massen) ist in Rückbildung begriffen. Nach Aschner.

haltigen Zellen im menschlichen Ovarium vermehrt sind. Aber Fraenkel findet, dass diese Zellen den Zwischenzellen der Ovarien von Tieren nicht ähnlich sind, warum er es auch für ausgeschlossen hält, dass sie zum interstitiellen Gewebe gehören. Aschner wieder hat die Befunde von Seitz, Wallart u. a. insofern bestätigt, als auch er schon beim neugeborenen Kinde die epitheloiden interstitiellen Zellen im Ovarium nachweisen konnte. Beim Kinde ist das interstitielle Gewebe gut ausgebildet (Abb. 68), wenn auch der Gehalt des Ovariums an lipoiden Substanzen sehr schwankend ist.

Im Gegensatz zu Wallart nimmt jedoch Aschner auf Grund seiner Untersuchungen an, dass die interstitiellen Zellen im menschlichen Ovarium um so geringer an Zahl werden (Abb. 69), je

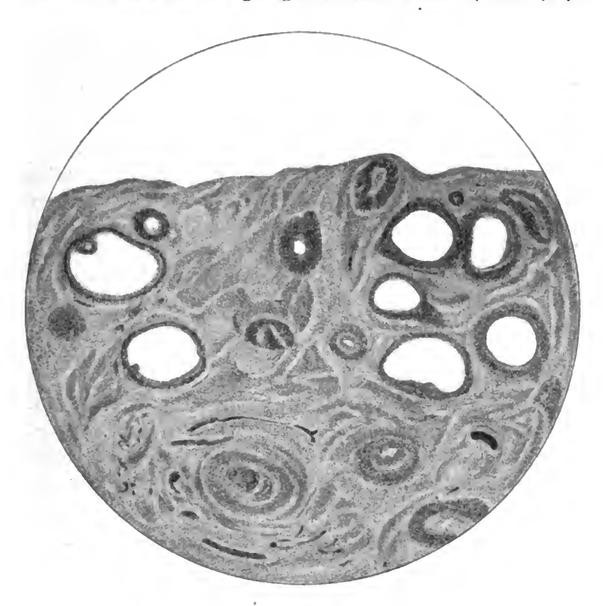


Abb. 70.
Schnitt aus dem Ovarium am Ende der Schwangerschaft. Färbung wie Abb. 66. Das interstitielle Gewebe (die dunklen Ringe und Massen) ist sehr stark ausgebildet (= vermehrte Follikelatresie, vgl. weiter unten). Nach Aschner.

mehr man sich der Pubertät nähert. Aber auch Aschner fand, dass das interstitielle Gewebe im menschlichen Ovarium, obwohl es nach dem Auftreten des ersten Corpus luteum auf ein Minimum reduziert wird, in der Schwangerschaft wieder vermehrt wird (Abb. 70).

Die Vermehrung der interstitiellen Zellen im schwangeren Ovarium fällt namentlich in die zweite Hälfte der Schwangerschaft. Eine Vermehrung der interstitiellen Zellen zur Zeit der Menstruation konnte Aschner nicht nachweisen.

Die Widersprüche in den Befunden von Fraenkel und Schaeffer auf der einen, Wallart, Aschner u. a. auf der anderen Seite finden ihre Erklärung zum Teil darin, dass Fraenkel, wie schon hervorgehoben, nicht die Altersunterschiede in der Ausbildung des interstitiellen Gewebes berücksichtigt hat; ferner aber darin, dass, wie oben erwähnt, Elemente, die von den Autoren als interstitielles Gewebe aufgefasst werden, von Fraenkel nicht als ein solches betrachtet werden. Was Seitz, Wallart, Aschner u. a. beim Menschen und anderen Säugetieren als interstitielles Gewebe bezeichnen, um es dem kompakten interstitiellen Gewebe im Ovarium der Nagetiere gleichzusetzen, ist nichts anderes als die Summe der atretischen und verfetteten Follikel. Ist eine solche Betrachtungsweise berechtigt? Man kann diese Frage nur beantworten, wenn man das Tatsachenmaterial berücksichtigt, das über die Entstehung des interstitiellen Gewebes im Ovarium vorliegt, d. h. wenn man die histologischen Befunde in Betracht zieht, die über die genetischen Beziehungen zwischen den untergehenden Follikeln und den fett- oder luteinhaltigen Zellen im Stroma des Ovariums bei Mensch und Tier erhoben worden sind.

2. Der Ursprung der interstitiellen Zellen im Ovarium.

Die ersten eingehenden Untersuchungen über den Ursprung der interstitiellen Zellen im Ovarium hat Bouin's Schüler Limon ausgeführt. Nach Limon[1]), mit dessen Arbeit wir uns oben schon beschäftigt haben, ist die Entstehung der interstitiellen Zellen mit der Degeneration und Obliteration der unreifen Follikel in Zusammenhang zu bringen, was schon früher von anderen Autoren vermutet wurde[2]). Limon

[1]) Limon, Étude histologique et histogénique de la glande interstitielle de l'ovaire. Thèse de Nancy, 1901.

[2]) Vgl. die Literatur in der Arbeit von Limon und in den anderen zitierten Arbeiten.

hat die Genese des interstitiellen Gewebes bei der Ratte und dem Kaninchen eingehend verfolgt. Bei der Ratte beginnt die Bildung des interstitiellen Gewebes gleich nach der Geburt, beim Kaninchen erst im vierten Monat des extrauterinen Lebens. Der Prozess setzt damit ein (Abb. 71), dass die unregelmässig geformten oder spindelförmigen

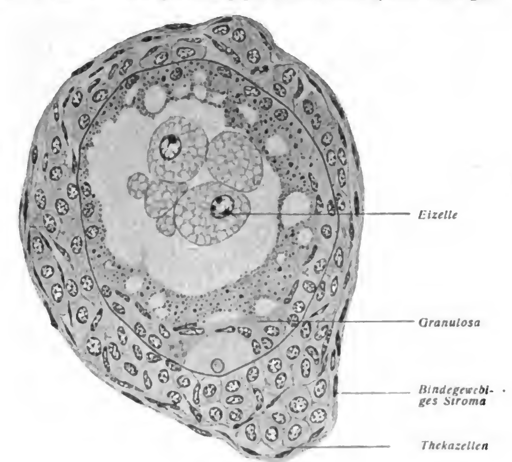


Abb. 71.
Atresierender Follikel aus dem Ovarium einer 24 Tage alten weissen Ratte. Fixiert nach Flemming; das Fett hat sich im Kanadabalsam aufgelöst. 500mal vergrössert. Man sieht eine Eizelle, die sich geteilt hat, wie das häufig beobachtet wird; ferner die degenerierende Granulosa, Thekazellen, die an Volumen zugenommen und sich in interstitielle Zellen umgewandelt haben, und das Bindegewebe des Stromas. Nach Limon.

Bindegewebszellen der Theca interna sich abrunden und an Volumen zunehmen. Im Protoplasma der Zellen erscheinen Fettröpfchen. Unterdes kommen an den anderen zellulären Elementen des Follikels, d. h. an den Zellen der Granulosa und an der Eizelle, unzweideutige Zeichen von Degeneration zum Vorschein. Schliesslich werden die Produkte der Degeneration resorbiert. In die Masse der epitheloiden

Zellen, welche früher die Theca interna bildeten, wachsen jetzt Blutgefässe aus dem Stroma hinein (Abb. 72). Züge von Bindegewebe, aus dem Stroma kommend, teilen die Masse der Zellen in Nester auf.

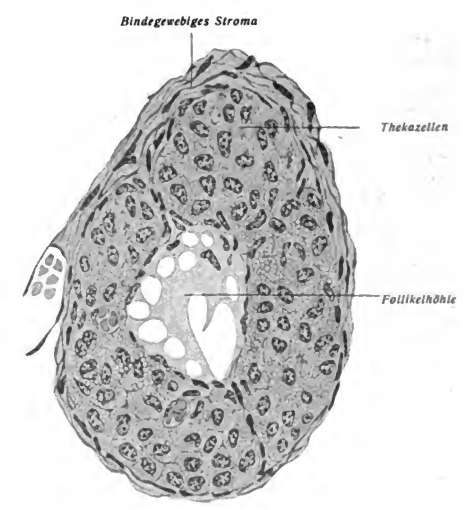


Abb. 72.
Atresierender Follikel aus dem Ovarium einer 65 Tage alten weissen Ratte. Fixiert in Herrmann'scher Flüssigkeit, gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Eosin. 1000mal vergrössert. Man sieht den Follikel mit den Resten der degenerierten Eizelle und Granulosa, ferner die Thekazellen, die schon das Aussehen von interstitiellen Zellen angenommen haben, und das bindegewebige Stroma. An manchen Stellen sieht man Bindegewebe in die Masse der interstitiellen Zellen eintreten. Auch Kapillaren sind in der Masse der interstitiellen Zellen zu sehen. Nach Limon.

Die Follikelatresie erreicht eine sehr grosse Ausdehnung (Abb. 73). Aehnliche Beobachtungen hat Limon auch beim Meerschweinchen, bei der Maus und Fledermaus gemacht. Nach den Untersuchungen von Limon sind also die mehr oder weniger abgegrenzten Nester von interstitiellen Zellen im Stroma des Ovariums

nichts anderes als das Ergebnis der Follikelatresie. Die aus den degenerierenden Follikeln stammenden epitheloiden Zellen sind bindegewebigen Ursprungs, indem sie sich von der Theca interna herleiten.

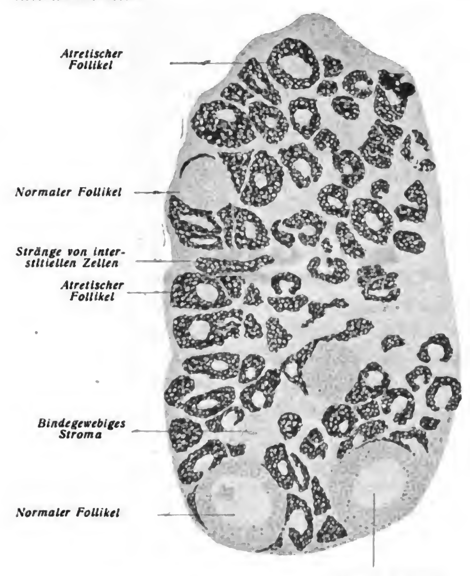


Abb. 73.

Schnitt aus dem Ovarium einer 62 Tage alten weissen Ratte. Fixiert nach Flemming, mit Osmiumsäure behandelt, ungefärbt; 90 mal vergrössert. Im Stroma des Ovariums sieht man sehr zahlreiche atretische Follikel, deren Thekazellen sich mit Fettkörnchen füllen. An manchen Stellen ist die Eizelle und die Granulosa resorbiert und es sind nur Stränge von interstitiellen Zellen zurückgeblieben. Nach Limon.

Da der obliterierende Follikel im Ovarium aller Säugetiere vorkommt, so wäre nach den Untersuchungen von Limon zu erwarten, dass auch die Zwischenzellen des Ovariums einen inte-

grierenden Bestandteil des Ovariums der Säugetiere schlechtweg darstellen. Diesem Schluss steht nun, wie wir gesehen haben, die Auffassung von Fraenkel gegenüber, dass es bei zahlreichen Säugetier-Arten und auch beim Menschen ein interstitielles Gewebe im Ovarium nicht gibt. Nachdem wir jedoch erfahren haben, dass auch das deutlich ausgesprochene interstitielle Gewebe vieler Arten aus atresierenden Follikeln entsteht, haben wir alle Veranlassung, die verfetteten atretischen Follikel im Ovarium mancher Säugetiere und des Menschen als ein interstitielles Gewebe anzusprechen, das histogenetisch dem kompakten interstitiellen Gewebe der Nagetiere gleichzusetzen ist, nur dass die Bildungszellen beim Menschen und anderen Säugetieren zum grossen Teil in ihren ursprünglichen Verbänden verblieben sind. Wir dürfen sagen[1]), dass bei allen Säugetieren und beim Menschen ein interstitielles Gewebe aus atresierenden Follikeln gebildet wird. Bei den Nagetieren ist ein wohlausgebildetes interstitielles Gewebe, gewissermassen eine kompakte „interstitielle Drüse", wie Limon sich ausgedrückt hat, vorhanden, während bei vielen Tieren, wie auch beim Menschen, die Zellen, die sich aus Theka-

[1]) In seiner letzten Arbeit erklärt sich auch Fraenkel mit einer solchen Auffassung einverstanden: er gibt zu, „dass auch beim Menschen Abkömmlinge der Theca interna wuchern und sich zu Komplexen zusammenschliessen können", dass hier histogenetisch der gleiche Prozess vorliegt wie bei den Nagetieren. Die vorhandenen Unterschiede bringt Fraenkel in den folgenden Worten zum Ausdruck: „Beim Tier handelt es sich um weitgehende Desaggregation der Follikel und deren Zusammenschluss zum drüsigen Komplex, dem grösseren Acinus, um gleichmässige Verteilung über den ganzen Eierstosk und um ganz gesetzmässige, fast mathematisch genaue Anordnung von Zellen und Kapillaren. Beim Weibe fehlt das alles, es sind wirre Wucherungen, unregelmässig angeordnet und verteilt, der Gefässgehalt ist schwankend, ungleichmässig, meist nicht erheblich." Es „ist ebenso die Atypie, die Inkonstanz ... zu betonen und darum die Bezeichnung als Drüse vorderhand abzulehnen". Soweit würde die Auffassung von Fraenkel nicht in einem unbedingten Gegensatz zu derjenigen der anderen Autoren stehen. Das ist aber der Fall, wenn Fraenkel sagt: „Die Zellen selbst (in den atretischen Follikeln des menschlichen Ovariums) entsprechen ganz und gar nicht den grossen epitheloiden, sekretstrotzenden Elementen der betreffenden Tierklassen, sind unansehnlich, ungleich in Grösse und Form, mit einem Kern, der den grössten Teil der Zelle erfüllt." Das widerspricht ganz entschieden den Angaben der anderen Autoren. Vgl. Fraenkel, Normale und pathologische Sexualphysiologie des Weibes. In Liepmann, Handbuch der gesamten Frauenheilkunde. B. III. Leipzig 1914. S. 31 und 32.

Zellen zu epitheloiden Zwischenzellen umgewandelt haben, nicht zu einem kompakten Gewebe zusammentreten. Fernerhin kommt in Betracht, und das ist ein wichtiges unterscheidendes Moment, dass beim Menschen der grösste Teil der Theka-Zellen, die sich zu epitheloiden interstitiellen Zellen umgewandelt hatten, später wieder zugrunde geht, indem die Zellen eine hyaline Degeneration erfahren. Vielleicht verwandelt sich ein Teil der Zellen wieder zu gewöhnlichen Spindelzellen [1]).

Beim Menschen beginnt die Atresierung und Verfettung der Follikel schon im fünften Embryonalmonat. Ueber die Ausdehnung der Follikelatresie und damit des interstitiellen Gewebes während der Kindheit gehen die Meinungen der Autoren, wie wir im ersten Abschnitt gesehen haben, auseinander. Dagegen stimmen die verschiedenen Autoren darin überein, dass in der Schwangerschaft eine Vermehrung der interstitiellen Zellen im menschlichen Ovarium stattfindet. In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft atresieren die Follikel in grossen Massen (vgl. Abb. 70 und die untere Figur der Tafel), es wird gewissermassen eine ungeheure Anzahl von interstitiellen Zellen in das Stroma des Ovariums ausgeschüttet. In Zusammenhängen, die wir im 5. Abschnitt dieses Kapitels diskutieren werden, ist es nun von grossem Interesse, dass die interstitiellen Zellen, die aus den atretischen Follikeln stammen, Eigenschaften besitzen, die sie den Zellen des Corpus luteum ähnlich machen. So sollen nach Seitz, der ebenfalls eine Vermehrung der luteinhaltigen Zwischenzellen bindegewebigen Ursprungs während der Schwangerschaft im menschlichen Ovarium beobachtet hat [2]), die Zellen der Theca interna atresierender Follikel den Charakter von Luteinzellen annehmen. Nach Seitz verfallen sämtliche grösseren Follikel bis zum Schlusse der Schwanger-

---

[1]) Vgl. Seitz, l. c. S. 263.

[2]) Auch Pardi (Sur les cellules interstitielles ovariques de la lapine et sur les éléments de la thèque interstitielle de l'ovaire humain hors de la gestation et durant celle-ci. Arch. ital. de Biol., B. 62, 1915. Zit. nach Journ. de Phys. et Pathol. Génér.) hat eine Vermehrung der interstitiellen Zellen, Volumvergrösserung der Zellen und vermehrte Fettbildung in denselben in der Schwangerschaft beobachtet, und zwar sowohl beim Kaninchen als beim Menschen.

schaft der Atresie und sie liefern damit einen frischen Schub von fett- und luteinhaltigen Zellen, die „Theka-Luteinzellen", wie Seitz sie im Gegensatz zu den Luteinzellen nennt, aus denen die Corpora lutea bestehen. „Die Zellen vermehren und vergrössern sich, nehmen epitheloide Gestalt an und nähern sich in ihrem äusseren Habitus sehr den Luteinzellen des Corpus luteum" [1]). Je weiter die Schwangerschaft fortgeschritten ist, desto intensiver ist nach Seitz die Entwicklung der Theka-Luteinzellen. Auch andere Autoren, namentlich Wallart [2]), haben die Beobachtung gemacht, dass die epitheloiden fett- und luteinhaltigen Zellen des Stromas umgewandelte Theca interna-Zellen sind.

Eine Vermehrung der interstitiellen Zellen, wie sie in der Schwangerschaft stattfindet, lässt sich auch im Experiment erzielen, indem man das Ovarium der Röntgenbestrahlung unterwirft. Auch bei der Transplantation tritt unter bestimmten Bedingungen eine Vermehrung der interstitiellen Zellen ein. Es ist klar, dass ein solches Experiment sich als ein Mittel erweisen kann, Aufschluss zu gewinnen über die Funktion der interstitiellen Zellen, indem sich an der Hand eines solchen Experimentes die Frage prüfen lässt, ob der Hypertrophie des interstitiellen Gewebes im Stroma des Ovariums auch eine vermehrte innersekretorische Wirkung von Seiten des Ovariums entspricht.

3. Das Verhalten des Ovariums bei der Röntgenbestrahlung.

Die Angaben der Autoren über die Art und Weise, wie das Ovarium auf die Röntgenbestrahlung reagiert, lauten widersprechend [3]). Die einen weisen darauf hin, dass durch die Röntgenbestrahlung sowohl die Follikel, als das zwischen diesen gelegene zellenreiche Stroma geschädigt wird; die anderen haben gefunden, dass nur die Follikel zugrundegehen, während der zelluläre Anteil des Stroma-

[1]) Seitz, l. c. S. 222.

[2]) Wallart, l. c.

[3]) Die Literatur siehe bei: Biedl, Innere Sekretion. 2. Aufl. Vgl. S. 324-326; Lacassagne, Etude histologique et physiologique des effets produits sur l'ovaire par les rayons X. Thèse méd. de Lyon, 1913; Fraenkel in Liepmann, Handbuch der gesamten Frauenheilkunde. Leipzig 1914. B. III. Kap. XIV.

gewebes sogar in Wucherung gerät. In der Diskussion über die Reaktion des Ovariums auf die Röntgenbestrahlung wird leider nicht immer genügend berücksichtigt, dass die Reaktion verschieden ausfallen wird je nach der Stärke der Bestrahlung, je nach der Tierart, je nach dem Alter und je nach dem Zustand des Versuchstieres. Dass das der Fall sein muss, ist von vornherein zu erwarten. Lacassagne (l. c. p. 41) hebt hervor, dass alle Widersprüche, die sich in den Angaben der Autoren finden, sich auf folgende Momente zurückführen lassen: *a)* Die verschiedene Technik der Bestrahlung; *b)* die verschiedene Art, Alter und Grösse der Versuchstiere; *c)* die ungenügende Zeitdauer zwischen der Bestrahlung und der histologischen Untersuchung der Ovarien, so dass die Ovarien zu einer Zeit entnommen werden, wo die durch die Bestrahlung eingeleiteten Veränderungen noch nicht ihren Abschluss gefunden haben; *d)* die nur unvollständig durchgeführte histologische Untersuchung. — Besonders wichtig ist natürlich das an dritter Stelle genannte Moment. Man kann nicht die Folgen der Bestrahlung im Ovarium richtig beurteilen, wenn man die ganze histologische Dynamik des Ovariums, wenn man so sagen darf, ausser acht lässt! Wenn man zu einem Verständnis der durch die Bestrahlung eingeleiteten Veränderungen im Ovarium gelangen will, muss man, meiner Meinung nach, zwei grundlegende Tatsachen berücksichtigen: erstens, dass die Zellen der interstitiellen Drüse weniger empfindlich sind als die Zellen der Theca interna und der Membrana granulosa (vgl. S. 208), und zweitens, dass die interstitielle Drüse von den atresierenden Follikeln aus immer wieder mit Zellen gespeist werden muss, wenn sie nicht zugrunde gehen soll. Geht man von diesen beiden Tatsachen aus, so sind bei abnehmender Stärke der Bestrahlung (die Empfindlichkeit des Substrats als unveränderlich gegeben betrachtet) folgende drei Fälle als Resultat denkbar: Fall 1) Die Follikel und das interstitielle Gewebe werden zerstört und durch gewöhnliches Bindegewebe ersetzt; Fall 2) Der Follikelapparat wird zerstört, während das interstitielle Gewebe wenig oder gar nicht geschädigt wird; da nun aber das interstitielle Gewebe von den Follikeln aus mit Zellen gespeist werden muss, so wird über kurz

oder lang auch das interstitielle Gewebe der Atrophie verfallen; Fall 3) Die Follikel werden nicht so weit geschädigt, dass sie zerstört werden, sondern es wird nur eine beschleunigte Obliteration oder Atresierung eingeleitet; es wird dann nach einiger Zeit ein grosser Teil des Follikelapparates zugrundegegangen sein, während das interstitielle Gewebe vermehrt, hypertrophisch sein wird. Dabei darf nicht vergessen werden, dass, wie Lacassagne festgestellt hat, auch die Empfindlichkeit der verschiedenen Entwicklungsstadien der Follikel augenscheinlich sehr verschieden ist; ferner, dass zwischen den drei aufgezählten Fällen Uebergänge vorhanden sein müssen, so dass der 2. und 3. Fall in verschiedene Endzustände auslaufen können, sowohl in eine Atrophie des interstitiellen Gewebes als in den Normalzustand des Ovariums[1]). Bei Fall 1 und 2 ist zu berücksichtigen, dass nach Lacassagne das interstitielle Gewebe sich auch aus den Bindegewebszellen des kortikalen Stromas regenerieren kann, so dass eine teilweise Wiederherstellung auch in Fall 1 und 2 möglich sein müsste. Man wird nach alledem begreifen, dass die Reaktion des Ovariums auf die Bestrahlung äusserst vielgestaltig sein kann. In den hier zu besprechenden Versuchen von Steinach und Holzknecht ist augenscheinlich der Fall 3 realisiert gewesen.

Verschiedene Autoren haben den Einfluss der Stärke der Bestrahlung auf die Reaktion des Ovariums zu verfolgen gesucht, zuletzt Steinach und Holzknecht[2]), die ihre Untersuchungen an

[1]) Die klinischen Beobachtungen an bestrahlten Frauen machen es wahrscheinlich, dass bei der therapeutischen Bestrahlung der Ovarien in der Regel ein Uebergang zwischen Fall 2 und Fall 3 realisiert ist: der Follikelapparat wird zerstört, aber nicht so weitgehend wie in Fall 2. — Vgl. namentlich Paul Werner, Beitrag zur Kenntnis des Verhaltens der Eierstockfunktion nach der Röntgentiefentherapie. Arch. f. Gynäkol., B. 110, 1918. Auf Grund der klinischen Beobachtung von 376 Fällen kommt Werner zum Schluss, „dass die durch die Strahlenbehandlung herbeigeführte Schädigung der Eierstockfunktion bei jugendlichen Individuen nur eine vorübergehende und einer vollständigen Wiederherstellung zugänglich ist, wie sich nicht nur aus dem fast konstanten Wiedereintreten der Menstruation nach Bestrahlungsamenorrhoe binnen kürzerer oder längerer Zeit, sondern auch aus der Möglichkeit ergibt, dass solche Frauen anstandslos konzipieren und vollständig normal entwickelte Kinder zur Welt bringen können".

[2]) Steinach und Holzknecht, Erhöhte Wirkungen der inneren Sekretion bei Hypertrophie der Pubertätsdrüsen. Arch. f. Entw.-Mech. B. 42, 1916.

bestrahlten Meerschweinchen ausgeführt haben. Nach einer einmaligen Verabreichung von 11 bis 12 Holzknecht-Einheiten kommt es beim Meerschweinchen zu einer Obliteration des Follikelapparates und zu einer Vermehrung der Zwischenzellen. Wendet man eine stärkere Bestrahlung an, so kann es schon nach einer einmaligen Bestrahlung zu einer Zerstörung sowohl des Follikelapparates, als der Zwischenzellen kommen. Allein schon durch eine veränderte Stellung der Tiere bei der Bestrahlung, z. B. durch Bestrahlung von der Bauchseite statt vom Rücken aus, wird bei derselben Stärke der Bestrahlung eine Zerstörung des Zwischengewebes statt einer Wucherung erzielt. Aus diesen Befunden geht hervor, dass für die Beurteilung der Wirkungen der Röntgenbestrahlung nur solche Versuche in Betracht kommen können, in denen die Bestrahlung ganz genau dosiert wird und in denen bestimmte Versuchsbedingungen, wie die Stellung des Tieres, streng eingehalten werden. Nur solche Versuche sind miteinander vergleichbar. Solange die quantitativen Gesichtspunkte von den Autoren ausser acht gelassen werden, wird es nicht möglich sein, sich über die Wirkungen der Röntgenstrahlen auf das Ovarium zu einigen, ebensowenig wie über die Wirkung irgend eines anderen Reizes.

Dass man durch Röntgenbestrahlung eine Obliteration des Follikelapparates bei Erhaltung der Zwischenzellen erzielen kann, wurde zum ersten Mal durch Bouin, Ancel und Villemin[1]) am Kaninchen nachgewiesen. Dass dabei eine Vermehrung des interstitiellen Gewebes eintreten kann, haben kürzlich auch Hussy und Wallart[2]) gefunden, indem sie die Ovarien einer Frau histologisch untersuchten, die wegen Uterusmyom mit Röntgenstrahlen behandelt wurde. Hewer[3]) hat dasselbe an weissen Ratten nachgewiesen,

[1]) Bouin, Ancel et Villemin, Sur la physiologie du corps jaune de l'ovaire, recherches faites à l'aide des rayons X. C. r. Soc. Biol. 1906. II. p. 417. — Glande interstitielle de l'ovaire et rayons X. C. r. Soc. Biol. 1907. I. p. 337.

[2]) Hussy und Wallart, Interstitielle Drüse und Röntgenkastration. Zschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. B. 77. 1915.

[3]) Hewer, The direct and indirect effects of X-Rays on the thymus gland and reproductive organs of white rats. Jl. of Physiol. Vol. 50. 1915. Vgl. S. 444.

Aschner[1]) am Hund. Es kann nach allen vorliegenden Befunden keinem Zweifel mehr unterliegen, dass man bei geeigneter Dosierung der Röntgenstrahlen eine Obliteration des Follikelapparates und eine Vermehrung der Zwischenzellen erzielen kann.

Wie reagiert nun der Organismus auf eine mehr oder weniger weitgehende Ausschaltung des Follikelapparates bei Erhaltung des interstitiellen Gewebes? Diese Frage haben sich Bouin, Ancel und Villemin in den oben erwähnten Versuchen an Kaninchen gestellt. Vier Kaninchen wurden in mehreren Sitzungen bestrahlt und zwei bis vier Wochen nach der letzten Bestrahlung getötet. Tuben, Uterus, Vagina und Clitoris[2]), ebenso die Brustdrüsen fanden die Autoren weitgehend atrophiert: der Umfang und namentlich die Dicke dieser Organe hatte stark abgenommen. Die histologische Untersuchung der Ovarien ergab, dass keine Corpora lutea vorhanden und dass der Follikelapparat, sowohl Eizellen als Follikelzellen, beinahe vollständig atrophiert war. Dagegen blieb das interstitielle Gewebe erhalten. Die Autoren schlossen aus diesen Versuchen, dass allein das Corpus luteum eine Atrophie des Genitalschlauches zu verhindern vermag. Man müsste somit annehmen, dass die interstitielle Drüse keinen Anteil an der innersekretorischen Funktion des Ovariums habe.

Ganz anders lautet das Ergebnis der Untersuchungen, die Steinach und Holzknecht ausgeführt haben. In den Versuchen von Steinach und Holzknecht wurden weibliche Meerschweinchen im Alter von 2 bis 4 Wochen bestrahlt. Der Kopf, die vordere Thoraxhälfte und das Beckenende wurden mit Bleiglas bedeckt. Bestrahlt wurde vom Rücken aus. Die besten Erfolge hatten Steinach und Holzknecht bei einmaliger Bestrahlung mit 11 bis 12 Holzknecht-Einheiten. Bei stärkerer Bestrahlung oder bei Be-

[1]) Aschner, Die Blutdrüsenerkrankungen des Weibes. Wiesbaden 1918. Vgl. S. 45.

[2]) Ich halte eine Atrophie der Clitoris infolge von Kastration für sehr unwahrscheinlich (vgl. Kap. VI). Die Autoren berichten nicht über eine eingehendere Untersuchung dieser Frage, die von grosser theoretischer Bedeutung ist. Es ist eher zu erwarten, dass die Clitoris-Schwellkörper beim früh kastrierten Weibchen eine Tendenz zur Zunahme aufweisen werden.

strahlung von der Bauchseite aus kam es, wie schon erwähnt, zu einer vollständigen Zerstörung des Follikelapparates und der Zwischenzellen, und die so bestrahlten Tiere verhielten sich wie Kastraten. In der ersten Zeit nach der Bestrahlung fällt an den Tieren nichts auf, nur tritt 3 bis 4 Wochen nach der Bestrahlung ein Haarausfall im Rücken ein, der sich bei manchen Tieren gürtelförmig verbreitert. In den gelungenen Versuchen beginnen die Zitzen zu wachsen, sind von strotzendem Aussehen, stärker injiziert und erigierbar und ohne weiteres von den schlaffen, blassen und kleineren Zitzen eines normalen gleichaltrigen Weibchens zu unterscheiden. Etwa 8 Wochen nach der Bestrahlung erreichen die Zitzen den Höhepunkt ihrer Ausbildung. Auch der Warzenhof ist jetzt gross, vorgewölbt und glänzend, die Mammae zu palpieren. Schliesslich kommt es zu einer Milchsekretion. Das Sekret war zuerst wässerig, sein Fettgehalt nahm aber zu, bis nach wenigen Tagen fettreiche, weisse Milch zum Vorschein kam. Die Milchsekretion hielt 2 bis 3 Wochen an, worauf das Sekret wieder fettarm und wässerig wurde. Schliesslich hörte die Sekretion ganz auf. Bei der mikroskopischen Untersuchung der Mamma eines bestrahlten Tieres findet man eine gut ausgebildete Drüse, deren Entwicklungsgrad nicht der Drüse eines normalen jungfräulichen Weibchens, sondern eines graviden Tieres entspricht: die Mamma ist zu einer kompakten blutgefässreichen Drüsenmasse geworden, in der man das Epithel im Zustande der Tätigkeit, d. h. mit Fettröpfchen erfüllt sieht. Wie die Mammae, so hat auch der Uterus einen Grad der Ausbildung erreicht, wie er normalerweise nur beim trächtigen Tier zu beobachten ist. Der Uterus ist hyperämisch und mächtig gewachsen (Abb. 74 und 75). Verfolgt man nun das Verhalten der Ovarien bei den bestrahlten Tieren, so ergibt sich folgendes (Abb. 76 und 77). Etwa drei Monate nach der Bestrahlung findet man bei Tieren, bei denen die beschriebenen Veränderungen an den Brustdrüsen zu beobachten sind, die Ovarien kleiner als normal, mit der Umgebung fest verwachsen. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, dass sehr zahlreiche Follikel atretisch sind. Die Zahl der Zwischenzellen des Ovariums ist ausserordentlich vermehrt. Das ganze Stroma ist fast lückenlos erfüllt

von Zellen, die ihrem Aussehen nach an Thekazellen und an Luteinzellen erinnern (Abb. 78). Die gewucherten

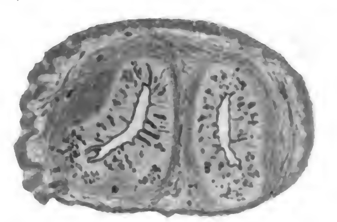


Abb. 74.
Schnitt durch den Uterus eines normalen, 4½ Monate alten jungfräulichen Meerschweinchens. 9mal vergrössert. Der Schnitt ist kurz vor der Bifurkation entnommen. Der Uterus zeigt die für ein jungfräuliches Weibchen charakteristische Struktur. Nach Steinach und Holzknecht.

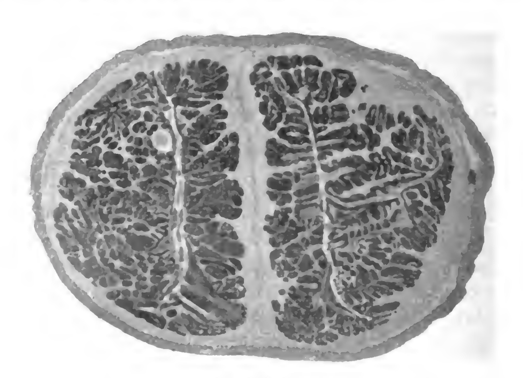


Abb. 75.
Schnitt durch den Uterus eines 4½ Monate alten jungfräulichen Meerschweinchens, das im Alter von 3 Wochen mit Röntgenstrahlen behandelt wurde. 9mal vergrössert. Der Schnitt ist kurz vor der Bifurkation entnommen. Der Uterus ist mächtig gewachsen. Die Drüsen der Schleimhaut haben sich verlängert und verzweigt, wie das beim graviden Uterus der Fall ist. Nach Steinach und Holzknecht.



Abb. 76.

Schnitt durch das Ovarium eines normalen, 4½ Monate alten jungfräulichen Meerschweinchens (dasselbe Tier wie in Abb. 74) 18mal vergrössert. Man sieht zahlreiche normale Follikel von verschiedenem Reifegrad. In vielen Follikeln sind Eizellen getroffen. Nach Steinach und Holzknecht.



Abb. 77.

Schnitt durch das Ovarium eines 4½ Monate alten jungfräulichen Meerschweinchens, das im Alter von 3 Wochen mit Röntgenstrahlen behandelt wurde (dasselbe Tier wie in Abb. 75). 25mal vergrössert. Die Follikel sind zum grössten Teil atretisch. Nach Steinach und Holzknecht.

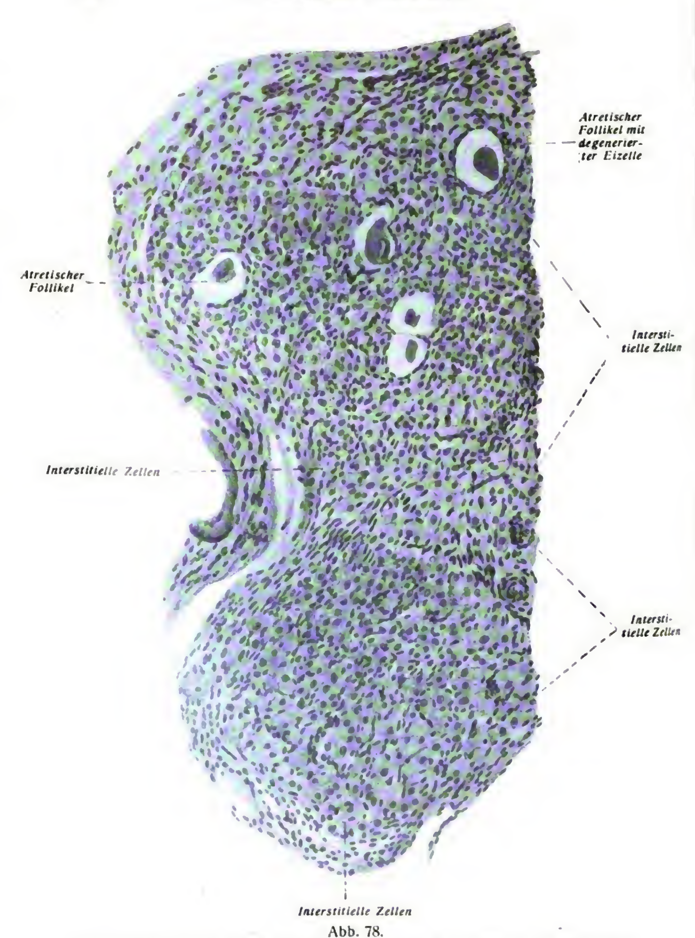


Abb. 78.
Dasselbe bestrahlte Ovarium wie in Abb. 77, bei stärkerer Vergrösserung (223mal). Das ganze Ovarium ist erfüllt von interstitiellen Zellen, die hervorgegangen sind aus atretischen, mit einander konfluierenden Follikeln. Nach Steinach und Holzknecht.

Zellen, die aus der Theca interna der Follikel oder aus der Granulosa stammen, können sich gleichmässig über das ganze Ovarium ausbreiten, oder es können sich Zellnester bilden, die von wenig Bindegewebe mit Blutgefässen eingehüllt sind, wodurch sie gegen die benachbarten Nester abgegrenzt werden. Dieser Befund lässt daran denken, dass die starke Ausbildung der Brustdrüsen und des Uterus eine Wirkung der gewucherten Zellen der Theca interna und der Granulosa darstellt. Dass diese Auffassung richtig ist, beweist eine Reihe weiterer Beobachtungen.

Steinach hat das Verhalten der Brustdrüsen auch bei Tieren verfolgt, bei denen, wie das bei stärkerer Bestrahlung der Fall ist, der Follikelapparat und das interstitielle Gewebe zerstört und durch gewöhnliches Bindegewebe ersetzt waren. In diesen Fällen verhielten sich die Brustdrüsen genau wie bei einem weiblichen Frühkastraten: die Mammae blieben unentwickelt. In anderen Fällen fand Steinach die Ovarien durch die Bestrahlung gar nicht oder nur wenig geschädigt. In diesen Fällen unterschieden sich die Tiere nicht von normalen. Ueber ähnliche Befunde hat schon früher Biedl[1]) berichtet. Er konnte in Versuchen an Kaninchen feststellen, dass bei der Röntgenbestrahlung des Ovariums nur dann eine Atrophie des Uterus eintritt, wenn eine Verminderung der Stromazellen und ein Ersatz derselben durch Bindegewebe stattfindet. Auf Grund dieser Befunde erscheint es ganz ausgeschlossen, dass das Wachstum der Brustdrüsen und des Uterus eine direkte Wirkung der Bestrahlung auf diese Organe darstelle. Um aber jedem Einwand zu begegnen, haben Steinach und Holzknecht noch folgenden Versuch ausgeführt. Einem Tier, bei dem nach der Bestrahlung das Wachstum der Zitzen und der Mammae sich bemerkbar machte, wurden die Ovarien exstirpiert. Das Wachstum der Zitzen und der Mammae stand still und es trat Rückbildung wie beim Kastraten ein.

Alle diese Beobachtungen machen es sehr wahrscheinlich, dass das vermehrte Wachstum der Zitzen, der Mammae und des Uterus beim bestrahlten jungfräulichen Weibchen in einer Weise, wie es dem Wachstum dieser Organe

[1]) Biedl, l. c. Vgl. B. II. S. 337.

beim trächtigen Tier entspricht, eine Wirkung der gewucherten Zellen der Theka und der Granulosa des Ovariums darstellt. Steinach fasst darum das Ergebnis seiner Bestrahlungsversuche dahin zusammen, dass das Stroma des Ovariums die weiblichen innersekretorisch wirksamen Drüsenzellen enthält, die von den Zellen der Theca interna und der Granulosa der Follikel abstammen und, beim Untergang der letzteren unter dem Einfluss der Bestrahlung, in Wucherung geraten, um nun eine vermehrte Wirkung auszuüben und damit eine Entwicklung der Brustdrüsen und des Uterus einzuleiten, wie sie sonst nur in der Schwangerschaft stattfindet. Dieser Schluss würde auch dann bestehen bleiben, wenn es sich erweisen sollte, dass die Annahme von Steinach, die bestrahlten Ovarien verwandelten sich „zu einer kompakten, streng isolierten inneren Drüse", nicht berechtigt ist. Der Schwerpunkt der Beweisführung liegt eben nicht darin, dass bei der Bestrahlung sämtliche Eizellen oder Follikel zugrunde gehen oder zugrunde gehen können, sondern darin, dass in den Fällen, wo infolge einer vermehrten Obliteration von Follikeln die Zahl der epitheloiden Zellen im Stroma vermehrt ist, auch ein vermehrtes Wachstum von Zitzen, Brustdrüsen und Uterus eintritt, während dieses vermehrte Wachstum ausbleibt, wenn infolge der Bestrahlung auch die epitheloiden Zellen des Stromas zugrunde gegangen sind.

Die Ergebnisse von Steinach und Holzknecht stehen einstweilen allein, und es wäre zu wünschen, dass diese Experimente fortgesetzt würden. Vor allem wäre zu untersuchen, worauf es beruht, dass die Versuche von Bouin, Ancel und Villemin ganz anders ausgefallen sind als diejenigen von Steinach und Holzknecht. Es ist möglich, dass in den Versuchen der ersteren der Fall 3 (vgl. S. 206) wohl realisiert war, dass sie aber ihre Versuche zu früh abgebrochen haben, so dass die zu erwartende Hyperthrophie des interstitiellen Gewebes sich noch nicht entwickeln konnte, oder dass zunächst vielleicht nur eine geschädigte interstitielle Drüse vorhanden war

(Uebergang von Fall 2 zu Fall 3). Steinach und Holzknecht weisen darauf hin, dass in ihren Versuchen an Meerschweinchen die ersten äusserlich sichtbaren Folgen der Bestrahlung (der Haarausfall im Rücken) erst drei bis vier Wochen nach der Bestrahlung eintraten und dass der Höhepunkt in der Entwicklung der Zitzen erst 8 Wochen nach der Bestrahlung erreicht war. Es ist darum gar nicht ausgeschlossen, dass auf der einen Seite Steinach und Holzknecht zu demselben negativen Ergebnis gekommen wären wie Bouin, Ancel und Villemin, wenn sie ihre Versuche früher abgebrochen hätten; und, auf der anderen Seite, dass Bouin, Ancel und Villemin zu demselben positiven Ergebnis gekommen wären wie Steinach und Holzknecht, wenn sie ihre Versuche länger fortgesetzt hätten. Diese Möglichkeiten sollen ein Hinweis sein, in welcher Richtung die Versuche weiter auszubauen wären. Auf alle Fälle müssen aber bei Bestrahlungsversuchen mit Bezug auf die Versuchstechnik die Gesichtspunkte im Auge behalten werden, auf die oben hingewiesen wurde.

Wie wir im 5. Abschnitt sehen werden, haben übrigens auch Bouin und Ancel ihre Auffassung, dass die interstitielle Drüse nicht innersekretorisch wirksam sei, später wieder fallen gelassen.

Hier muss nun die Frage entstehen, ob auch für die normale Schwangerschaft eine vermehrte Wirkung ähnlicher innerer Drüsenzellen angenommen werden kann. Wir werden in einem späteren Abschnitt dieses Kapitels zu zeigen versuchen, dass eine solche Annahme berechtigt ist.

4. Das Verhalten des Ovariums bei der Transplantation.

Wir haben im vorigen Kapitel gesehen, dass bei der Transplantation von Hoden das samenbildende Gewebe allmählich zugrunde geht, während die Zwischenzellen nicht nur erhalten bleiben, sondern sogar in lebhafte Wucherung geraten können. Die erhalten gebliebenen Zwischenzellen sind es wahrscheinlich, die dem Organismus eine Entwicklung zur vollen Männlichkeit in körperlicher und psycho-sexueller Beziehung sichern. Wie bei der Transplantation

des Hodens das samenbildende Gewebe, so kann bei der Transplantation des Ovariums der Follikelapparat allmählich zugrundegehen. Die ersten Beobachtungen darüber hat wohl Limon[1]) an Kaninchen gemacht. Wie Marshall und Jolly[2]) auf Grund ihrer Versuche an Ratten annehmen, kann in den transplantierten Ovarien schliesslich der ganze Follikelapparat schwinden. Das Stroma kann in diesen Fällen unverändert bleiben, oder das transplantierte Ovarium besteht zum grösseren Teil aus Luteinzellen.

Es ist in unserem Zusammenhang von grossem Interesse, das Verhalten der transplantierten Ovarien im Einzelnen zu verfolgen. Schon Marshall und Jolly[3]) haben an Ratten festgestellt, dass das erfolgreich transplantierte Ovarium auf der neuen Grundlage die zyklischen Veränderungen des normalen Ovariums durchmachen kann. Untersucht man z. B. ein transplantiertes Ovarium kurz vor der Brunstzeit, so findet man grosse Follikel, später auch Corpora lutea. Es geht daraus hervor, dass es im transplantierten Ovarium zu einer Ovulation kommen kann. Auch Steinach konnte feststellen, dass im jugendlichen Ovarium, das mit noch nicht ausgereiften Follikeln transplantiert wurde, sich ein Teil der Follikel zu grossen und reifen Follikeln entwickelt, die dieselben Verwandlungen durchmachen, wie die Follikel eines normalen Ovariums, bis zur Bildung eines Corpus luteum[4]). Aber das gilt nach Steinach, in dessen Versuchen, wie noch eingehender zu erwähnen sein wird, es sich um eine Implantation von Ovarien in kastrierte jugendliche Männchen handelte, nur für eine beschränkte Zeit, nur für einige Monate. Je älter der Transplantat wird, desto geringer wird die Zahl der Follikel, die zur Reife gelangen. Mehr und mehr tritt der Follikel-

[1]) Limon, Observations sur l'état de la glande interstitielle dans les ovaires transplantés. Journ. de physiol. et pathol. génér. Vol. VI. 1904. Zitiert nach Marshall, l. c. p. 320.

[2]) Vgl. Marshall, Phisiology of reproduction. London 1910, p. 324.

[3]) Marshall and Jolly, Results of removal and transplantation of ovaries. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Vol. XLV, Part III, No. 21, 1907.

[4]) Steinach, Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen usw., Pflügers Archiv, B. 144, 1912.

apparat in den Hintergrund. Auf Schnitten von Ovarien, die vor vielen Monaten oder vor einem Jahr transplantiert wurden (Abb. 79), findet man schliesslich nur ausnahmsweise Bläschenfollikel, dessen Eizellen zudem Zeichen von Degeneration aufweisen. Die nahezu allgemeine Obliteration der Follikel bezeichnet Steinach als die auffallendste Eigentümlichkeit der verpflanzten Ovarien (Abb. 80). Die



Abb. 79.

Schnitt durch ein sechs Monate altes Transplantat von einem feminierten männlichen Meerschweinchen (siehe weiter unten). 25mal vergrössert. Weitgehende Obliteration der Follikel. Nach Steinach.

Follikel, die im transplantierten Ovarium zur Obliteration gelangen, weisen eine weitgehende Aehnlichkeit mit normalen Corpora lutea auf. Sie sind jedoch von geringerer Grösse als diese und ihr Farbenton ist heller. „Im Beginn der Obliteration (Abb. 81, 82 u. 83) sieht man oft inmitten der Follikel alle möglichen Zwischenstufen von Granulosazellen und grossen, stellenweise fettkörnchenreichen Elementen von Luteinzellentypus, während von der Theka her massige Zapfen nach dem Inneren wachsen, die zusammengesetzt sind aus

bald säulenförmigen, bald schollenförmigen, bald mehr polygonalen oder ganz runden Zellen, zum Teil fettkörnchenhaltig und gleichfalls dem Luteinzellentypus entsprechend. Wo das Follikelinnere bereits dicht angefüllt ist, begegnet man allen denkbaren Uebergängen von Theka- und Luteinzellen. Schmilzt die Hülle des Follikels ein, so ergiessen sich diese Zellen ins Stroma (Abb. 81 u. 82), bilden teils dichte Lager, bald zerstreute Inseln und nehmen durch diese Ver-

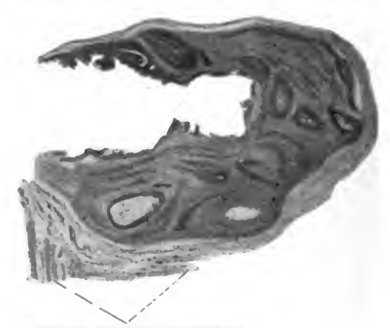


Abb. 80.

Schnitt aus einem Ovarium, das vor einem Jahr transplantiert wurde (auf ein männliches Meerschweinchen). 25mal vergrössert. Beinahe vollständige Obliteration des Follikelapparates. Nach Steinach.

teilung erst den Charakter eines Interstitiums an[1])." Aus diesen Befunden muss man schliessen, dass teils Granulosa-Zellen, die sich in Luteinzellen umgewandelt haben, teils Zellen der Theca interna, die durch alle Uebergänge mit den Luteinzellen verbunden sind, das Bildungsmaterial der an Zahl stark vermehrten Zellen des Stromas eines Ovariums darstellen, das auf ein kastriertes Männchen transplantiert wurde. Athias berichtet über die histologische Untersuchung von zwei Ovarienpaaren, die 7 bezw. 8 ½ Monate nach der Transplantation auf kastrierte Männchen ausgeführt wurde.

[1]) Steinach, l. c. Arch. f. Entw.-Mech., B. 42, 1916.



Abb. 81.

Schnitt aus einem etwa einjährigen Ovarien-Transplantat von einem feminierten Meerschweinchen. Gefärbt mit Hämatoxylin und Eosin. 100mal vergrössert. Im obliterierenden Follikel (links) sieht man Thekazellen verschiedener Grösse, zu Säulen oder Zapfen vereinigt, die in das Innere des Follikels hineinwachsen und dasselbe ausfüllen. Im Inneren des Follikels sieht man grössere Zellen, die von der Granulosa abzuleiten sind. Rechts ein vollständig obliterierter Follikel, dessen gewucherte Theka sich bei × aufsplittert und ins Stroma ergiesst. Nach einem noch nicht veröffentlichten Original von Steinach.

Auch in dem 8½ Monate alten Transplantat fand Athias, neben atretischen Follikeln noch Primordiärfollikel in reichlicher Anzahl vor[1]). Aber im Einklang mit Steinach hebt auch Athias besonders hervor, dass in den auf kastrierte Männchen transplan-



Abb. 82.
Schnitt aus einem etwa ½ Jahr alten Ovarien-Transplantat von einem feminierten Rattenmännchen. Gefärbt mit Hämatoxylin und Eosin. 100mal vergrössert. Man sieht einen obliterierenden Follikel. Die Theka ist stark gewuchert, namentlich auf der rechten Seite. Im Inneren des Follikels Granulosazellen. Bei ⟍ splittert sich die Theka auf und die Zellen ergiessen sich ins Stroma. Nach einem noch nicht veröffentlichten Original von Steinach.

[1]) Es sei bemerkt, dass die von Athias transplantierten Ovarien in der Regel von erwachsenen Tieren stammten, während Steinach stets Ovarien von jugendlichen Tieren transplantierte. Es ist möglich, dass das Alter des transplantierten Ovariums das Verhalten desselben auf der neuen Grundlage mitbestimmt.

tierten Ovarien die Zahl der atresierenden Follikel sehr gross, die Theca interna der Follikel stark hypertrophiert war. Im Stroma, das reich vaskularisiert ist, findet man zahlreiche Haufen von interstitiellen Zellen.

Der Zeitpunkt, zu welchem die mehr oder weniger vollständige Umwandlung des Follikelapparates in interstitielles Gewebe zu Ende kommt, ist in den einzelnen Fällen augenscheinlich sehr verschieden. So fanden z.B. Marshall und Jolly in einem Falle von Autotransplantation das Ovarium noch vierzehn Monate nach der Transplantation normal; in einem Falle von Homoiotransplantation war das Ovarium sechs Monate nach der Operation normal, mit Follikeln und Eiern versehen (in beiden Fällen handelte es sich um eine Implantation der Ovarien in die Nierensubstanz). Vergleicht man nun aber die Angaben, die Steinach und Athias über das Verhalten der in den männlichen Organismus transplantierten Ovarien gemacht haben, mit den Angaben der früheren Autoren über das Verhalten von Ovarien, die der Autotransplantation oder der Homoiotransplantation unterworfen wurden, so hat man den Eindruck, dass bei der Transplantation in den kastrierten männlichen Organismus die Follikel eine geringere Fähigkeit besitzen, auszureifen und Corpora lutea zu bilden, und dass in solchen Ovarien die Follikelatresie, die Umwandlung der Follikel in interstitielles Gewebe, vermehrt ist, so dass es schliesslich zu einer Hypertrophie des letzteren kommen muss. Eingehender hat sich mit dieser Frage Sand[1]) befasst, der vor

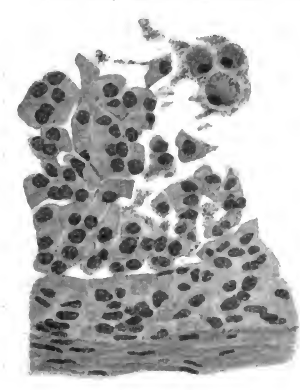


Abb. 83.
Zellen aus einem obliterierenden Follikel des transplantierten Ovariums (auf ein männliches Meerschweinchen). 493mal vergrössert. Nach Steinach.

[1]) Sand, Experimentelle Studier etc. p. 121—151.

kurzem über eine sehr grosse Anzahl von Ovarientransplantationen bei Ratten und Meerschweinchen unter verschiedenen Bedingungen berichtet hat. Sand hat die Transplantate nicht länger als sechs Monate im Organismus belassen, in der Regel kürzere Zeit. Er konnte die Befunde der früheren Autoren insofern bestätigen, als auch er festgestellt hat, dass auch im transplantierten Ovarium die Follikel reifen und Corpora lutea bilden können. In den meisten Versuchen von Sand waren Corpora lutea in den transplantierten Ovarien nachzuweisen. Sand hat nun aber auch noch folgenden wichtigen Befund erhoben. Er hat das Verhalten der Ovarien, die in kastrierte Weibchen und in kastrierte Männchen implantiert wurden, miteinander genau verglichen, und dieser Vergleich hat ergeben, dass in den Fällen, wo die Ovarien in kastrierte Männchen transplantiert wurden, eine Tendenz zu einer verstärkten Follikelatresie und zu einer Vermehrung von Thekaluteingewebe vorhanden war, und dass die Follikel in geringerem Masse fähig waren zu reifen und Corpora lutea zu bilden. Wir werden an anderer Stelle die Frage zu untersuchen haben, worauf dieses verschiedene Verhalten des Ovariums je nach dem Geschlecht des Wirtstieres beruhen könnte (vgl. Kap. VI, B, 1a und IX, B, 1). Hier interessieren uns diese Ergebnisse nur im Zusammenhang mit der Frage, welchen Elementen des Ovariums wir die innersekretorischen Funktionen derselben zuschreiben müssen, und wir werden gleich sehen, wie bedeutungsvoll die Befunde von Steinach, Athias und Sand in diesem Zusammenhang sind.

Wie im III. Kapitel gezeigt wurde, treten die Folgen der Kastration nicht ein, wenn die implantierten Ovarien anheilen. Marshall und Jolly haben nun festgestellt, dass es bei der Transplantation von Ovarien auch dann nicht zu einer Atrophie des Uterus kommt, wenn der ganze Follikelapparat obliteriert ist. Da in den transplantierten Ovarien, in welchen es schliesslich zu einer mehr oder weniger vollständigen Obliteration des Follikelapparates gekommen ist, epitheloide Zellen im Stroma noch erhalten bleiben, so wäre der Schluss naheliegend, dass die mehr oder weniger isolierten Zellen des Stromas die innersekretorischen Wirkungen ausüben, die bisher dem Ovarium als einem Ganzen zugeschrieben wurden. Gegen einen

solchen Schluss lässt sich jedoch der Einwand erheben, dass trotz der sehr weitgehenden Obliteration des Follikelapparates und trotz der massenhaften Umwandlung von Zellen der Granulosa und der Theca interna in interstitielle Zellen doch noch vereinzelte Eizellen oder unveränderte Follikel vorhanden sein könnten, welche die innersekretorische Funktion besorgen. Es ist derselbe Einwand, den man zunächst auch gegen die Versuche erheben kann, in denen der Follikelapparat durch Röntgenbestrahlung teilweise ausgeschaltet wird. Namentlich Bucura[1]) hat diesen Einwand geltend gemacht und er hat darauf hingewiesen, dass die Beweiskraft solcher Versuche sehr gering ist, wenn die Transplantate nicht in Serienschnitte zerlegt werden. Wir haben nun aber die Versuche von Steinach erwähnt, in denen mit Rücksicht auf eine andere Fragestellung, die wir im folgenden Kapitel ausführlich behandeln werden, Ovarien in kastrierte Männchen implantiert wurden. Die transplantierten Ovarien heilten auf der neuen Grundlage an und waren imstande, den männlichen Organismus in weiblicher Richtung zu gestalten. Dabei ist bemerkenswert, dass es bei den männlichen Tieren sogar zu einer Hypertrophie der Brustdrüsen und zu Milchsekretion kommen kann. Diese Befunde wurden von Athias bestätigt[2]). Die Tatsache, dass bei der Transplantation von Ovarien auf Männchen die Brustdrüse sich weiter entwickeln kann als beim jungfräulichen Weibchen, gestattet den Schluss, dass die obliterierenden Follikel und die aus der Obliteration hervorgehenden interstitiellen Zellen ein innersekretorisches Organ im Ovarium sind: mit der Hypertrophie der Zwischenzellen, die aus der vermehrten Obliteration des Follikelapparates im transplantierten Ovarium resultiert, geht ein verstärktes Wachstum der Brustdrüsen,

---

[1]) Bucura, Zur Theorie der inneren Sekretion des Eierstocks. Zentralblatt für Gynäkologie, 37. Jahrg. 1913. p. 1839.

[2]) Steinach, Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung. Arch. f. Entw.-Mech., B. 420, 1916. — Athias, L'activité sécrétoire de la glande mammaire hyperplasée, chez le cobaye mâle châtré, consécutivement à la greffe de l'ovaire. C. r. Soc. Biol. 1915, p. 410. — Etude histologique d'ovaires greffés sur des cobayes mâles châtrés et enlevés au moment de l'établissement de la sécrétion lactée. C. r. Soc. Biol. 1916, p. 553. — Sur le déterminisme de l'hyperplasie de la glande mammaire et de la sécrétion lactée. C. r. Soc. Biol. 1916, p. 557.

d. h. eine vermehrte innersekretorische Wirkung parallel[1]). Die Zellen der obliterierenden Follikel oder die interstitiellen Zellen im Stroma des Ovariums sind als eine innersekretorische Drüse, als eine „interstitielle Drüse" aufzufassen. Dieser Schluss kann natürlich zunächst nur für diejenige Tierart gelten, an der die Versuche ausgeführt wurden, und für die anderen Nagetiere, bei denen die interstitielle Drüse in ähnlicher Weise entwickelt ist wie beim Meerschweinchen. Nachdem wir aber erfahren haben, dass das interstitielle Gewebe bei allen Säugetieren, auch beim Menschen, histogenetisch gleichwertig ist, ist es sehr naheliegend, anzunehmen, dass die verfetteten atretischen Follikel bei den Huftieren und beim Menschen dieselbe innersekretorische Funktion haben wie die interstitielle Drüse der Nagetiere.

5. Die innersekretorische Funktion des Corpus luteum.

In den vorausgegangenen Abschnitten dieses Kapitels hat sich uns ergeben, dass die Zwischenzellen oder das interstitielle Gewebe im Stroma des Ovariums histogenetisch den atretischen Follikeln gleichzusetzen ist. Es ist ferner sehr wahrscheinlich geworden, dass die Zellen der atresierenden Follikel, die als interstitielle Zellen sich ins Stroma des Ovariums ergiessen, einen innersekretorischen Apparat darstellen, der,

[1]) Wahrscheinlich sind auch bei der Transplantation des Ovariums auf Weibchen (Auto- oder Homoiotransplantation) die interstitiellen Zellen vermehrt (vgl. die auf S. 216 erwähnten Befunde von Marshall u. Jolly). Es wäre darum zu erwarten, dass auch nach der Implantation von Ovarien in kastrierte Weibchen Zeichen einer vermehrten innersekretorischen Wirkung vorhanden sein werden. Hinweise auf solche Befunde sind, so viel ich weis, in der Literatur nicht vorhanden. Vergleicht man jedoch die von Marshall und Jolly veröffentlichten mikroskopischen Bilder von einem normalen Uterus und dem Uterus eines Tieres, bei dem eine Autotransplantation vorgenommen wurde (Abb. 14 und 47 dieses Buches), so hat es den Anschein, als ob der Uterus sich beim Transplantationstier im Zustand progressiver Veränderungen befinde: die Zahl der Drüsenquerschnitte ist vermehrt, das Bindegewebe der Schleimhaut ist sehr zellenreich, die Muskulatur ist verdickt. Besonders fällt das alles auf bei der Betrachtung der bunten Original-Abbildungen von Marshall und Jolly (vgl. Fig. 5 und 7, Tafel II, in der auf S. 216, Anm. 3 erwähnten Arbeit der Autoren). Man ersieht aus den bunten Abbildungen, dass beim Transplantationstier auch die Blutgefässe stärker injiziert sind. Es ist natürlich möglich, dass dieses Transplantationstier sich gerade im Beginn der Brunst befand, da ja ein transplantiertes Ovarium die zyklischen Veränderungen durchmachen kann, und es mag darum sein, dass ich mich im gegebenen Fall irre. Aber ich glaube, dass es lohnen würde, die Frage, die ich hier aufgeworfen habe, eingehender experimentell zu verfolgen, da ihr eine grosse theoretische Bedeutung zukommt.

wenn sein zelluläres Substrat vermehrt ist, Wirkungen auslösen kann, wie man sie sonst nur in der Schwangerschaft beobachtet. Diese Ergebnisse drängen zu einer weiteren Fragestellung, welche lautet: dürfen wir histogenetische und physiologische Beziehungen vermuten zwischen den Zellen der atresierenden Follikel bezw. den interstitiellen Zellen auf der einen Seite, und dem Corpus luteum, das ein charakteristisches Zeichen der Schwangerschaft darstellt, auf der anderen Seite.

a) Die Histogenese des Corpus luteum

Ueber den Ursprung der Zellen, aus welchen das Corpus luteum der Schwangerschaft besteht, ist sehr viel diskutiert worden. Während die einen annahmen, dass das Zellenmaterial für das Corpus luteum graviditatis allein von der Membrana granulosa geliefert wird, haben andere Autoren die Meinung vertreten, dass auch die Zellen der Theca interna sich am Aufbau des Corpus luteum beteiligen. In dem ersten Falle würde das Corpus luteum allein aus Zellen epithelialen Ursprungs bestehen, in dem zweiten Fall dagegen würden auch Zellen bindegewebigen Ursprungs am Corpus luteum teilhaben.

Es ist von vorneherein klar, dass der Frage über den Ursprung der Zellen des Corpus luteum in unserem Zusammenhang die grösste Bedeutung zukommt. Wenn das Corpus luteum allein aus den Zellen der Membrana granulosa gebildet wird, so sind interstitielles Gewebe und atretische Follikel auf der einen Seite, Corpus luteum auf der anderen Seite, histogenetisch ganz verschiedenartige Gebilde. Wenn dagegen die Auffassung richtig ist, dass die Zellen des Corpus luteum gemischten Ursprungs sind, dann lässt sich histogenetisch ein gemeinsames Band um den ganzen Apparat von epitheloiden Zellen im Ovarium schliessen, was wieder ein Hinweis darauf wäre, dass auch eine Aehnlichkeit in der Funktion zwischen diesen Gebilden zu vermuten sei. Es muss dem Histologen überlassen bleiben, die Frage über den Ursprung der Zellen des Corpus luteum zu entscheiden. In jüngster Zeit haben sich Alfred Kohn[1]) und Aschner[2]) für den gemischten

[1]) Alfred Kohn in Jauregg und Bayer, Lehrbuch der Organotherapie. Leipzig 1914. Vgl. S. 82 u. ff.

[2]) Aschner, Die Blutdrüsenerkrankungen des Weibes. Wiesbaden 1918. Vgl. S. 47.

Ursprung der Zellen des Corpus luteum ausgesprochen, während Fraenkel[1]) an der Auffassung festhält, dass die parenchymatösen Zellen des Corpus luteum allein von der Membrana granulosa geliefert werden.

Alfred Kohn nimmt namentlich auf die neueren Untersuchungen von Van der Stricht an Fledermäusen Bezug und kommt zum Schluss, dass wir uns mit dem gemischten Ursprung der Zellen des Corpus luteum jetzt abfinden müssen. Aschner ist namentlich auf Grund vergleichend-histologischer Beobachtungen für den gemischten Ursprung der Zellen des Corpus luteum eingetreten. Bei den niederen Wirbeltieren, wie Fischen, Amphibien und Reptilien ist das Ei nur von einer einzigen Schicht von Granulosazellen umgeben, so dass bei ihnen bedeutend mehr Thekazellen als Granulosazellen in das Corpus luteum eingehen. Fraenkel dagegen (l. c. S. 106) fasst dieselben Gebilde bei den niederen Wirbeltieren nicht als Corpora lutea auf und sagt, dass Vögel, Amphibien, Reptilien und Fische überhaupt kein Corpus luteum haben; die Monotremen und Marsupialier sollen nur ein rudimentäres Corpus luteum besitzen (Born), was jedoch von anderen Autoren bestritten wird. Dieser Widerspruch der Meinungen erklärt sich augenscheinlich daraus, dass sich eine scharfe Grenze zwischen atresierenden Follikeln und Corpora lutea gar nicht ziehen lässt. So weist Aschner darauf hin, dass bei den niederen Wirbeltieren Follikelatresie und Corpus luteum-Bildung fast ineinander übergehen[2]). Es ist auch schon seit langem bekannt, dass bei manchen Säugetieren atretische Follikel entstehen können, die den eigentlichen Corpora lutea sehr ähnlich sehen — die sogenannten Corpora lutea atretica. Auch Fraenkel selbst erwähnt (l. c. S. 26), dass bei der Follikelatresie Zellen der Membrana granulosa und der Theca interna sich manchmal durcheinander mischen[3]), wenn auch

---

[1]) Fraenkel, Normale und pathologische Sexualphysiologie des Weibes, p. 20 u. ff. im Handbuch der gesamten Frauenheilkunde. B. III. Leipzig 1914.

[2]) Aschner, Ueber den Kampf der Teile des Ovariums. Arch. f. Entw.-Mech. B. 40, 1914. — Wie überaus wertvoll in dieser Frage ein vergleichendes Studium sein kann, zeigen auch die neuen Untersuchungen von Pearl und Boring über das Corpus luteum der Hühnervögel (vgl. Abschnitt B dieses Kap.).

[3]) Vgl. auch H. Borell, Untersuchungen über die Bildung des Corpus luteum und der Follikelatresie bei Tieren mit Hilfe der vitalen Färbung. Beiträge zur pathologischen Anatomie, B. 65, 1919.

in der Mehrzahl der Fälle die Zellen der Granulosa zugrundegehen und allein die Zellen der Theca interna in Wucherung geraten. Die meisten Autoren heben ferner die grosse Aehnlichkeit hervor, die zwischen den luteinhaltigen Zellen der atresierenden Follikel — den Theka-Luteinzellen von Seitz (vgl. S. 204 dieses Buches) — und den eigentlichen Luteinzellen des Corpus luteum besteht.

Wir werden nach alledem wohl annehmen dürfen, dass die Zellen des Corpus luteum gemischten Ursprungs sind und dass sich am Aufbau des Corpus luteum auch Zellen bindegewebigen Ursprungs beteiligen, wie sie die Grundlage der atresierenden Follikel und der interstitiellen Drüse bilden. Das Corpus luteum entsteht, indem die Zellen der Membrana granulosa und der Theca interna hypertrophieren und sich an Zahl vermehren. Die dünne Membrana zwischen der Granulosa und der Theca interna wird durchbrochen, beide Arten von Zellen werden durcheinandergemischt; bindegewebige Stränge, die gefässhaltig sind, wachsen in die Masse der epitheloiden Zellen hinein — die ganze Masse der Zellen wird vaskularisiert (vgl. die obere Figur der Tafel). In den Zellen treten Körnchen auf, die aus Fett oder lipoiden Substanzen bestehen. Diese Protoplasma-Einschlüsse sind zum Teil gelb gefärbt; der Farbstoff wird als Lutein bezeichnet, von dem sich der Namen dieser Zellen herleitet. Das Corpus luteum kann beim Menschen (Abb. 84 u. 85) und beim Pferd fast den halben Eierstock einnehmen, bei der Kuh gelegentlich nahezu den ganzen Eierstock (Fraenkel, l. c. S. 22). Das Corpus luteum graviditatis bleibt nur beschränkte Zeit bestehen, worauf eine bindegewebige oder hyaline Degeneration eintritt. Zwischen dem Corpus luteum graviditatis und dem Corpus luteum menstruationis sind prinzipielle Unterschiede nicht vorhanden. Nur bildet sich das letztere viel früher zurück als das erstere.

Ueberblickt man das gesamte Tatsachenmaterial, das über die Struktur und Histogenese des Corpus luteum vorliegt, so muss man zugeben, dass alles zu der Auffassung drängt, dass bei den Säugetieren, wie oben schon erwähnt, Uebergänge vorhanden sind zwischen den atresierenden Follikeln, die aus umgewandelten Thekazellen bestehen, und den Corpora lutea, an deren Aufbau vor-

nehmlich Zellen der Granulosa beteiligt sind. Da aber, wie wir uns früher überzeugen konnten, auch Uebergänge vorhanden sind zwischen dem interstitiellen Gewebe des Stromas und den im Verbande des atretischen Follikels verbleibenden epitheloiden Thekazellen, so dürfen wir jetzt sagen, dass histologisch und histogenetisch zwischen dem Substrat, aus welchem die epitheloiden Zwischenzellen des Ovariums hervorgehen,

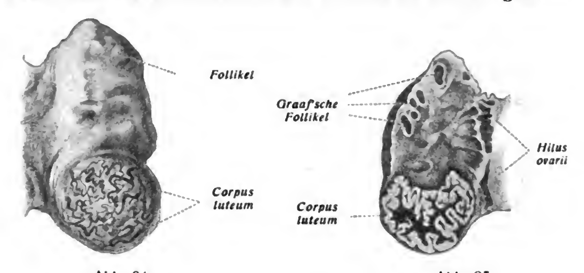


Abb. 84. Ovarium mit Corpus luteum aus dem 3. Monat der Gravidität. Natürliche Grösse. Oberflächenansicht. Nach Bumm.

Abb. 85. Ovarium mit Corpus luteum aus dem 3. Monat der Gravidität. Natürliche Grösse. Im Querschnitt. Nach Bumm.

und dem Substrat der eigentlichen Luteinzellen des Corpus luteum kein absoluter Gegensatz angenommen werden kann. Es unterliegt kaum noch einem Zweifel, dass das interstitielle Gewebe des ovariellen Stromas, die atretischen Follikel und die Corpora lutea histologisch verwandte Gebilde darstellen. Aus dieser Verwandtschaft erklärt sich wohl auch die Fülle der verschiedenen Bezeichnungen für die Umwandlungsprodukte des Follikels im Ovarium der Säugetiere und der Widerstreit der Meinungen in der Frage über die Histogenese des Corpus luteum.

Der erste Teil der Frage, die wir uns oben gestellt haben, ist nach alledem bejahend zu beantworten. Ist nun auch der zweite Teil unserer Frage zu bejahen? Besteht zwischen dem interstitiellen Gewebe des Ovariums und dem Corpus luteum auch eine Verwandt-

schaft in der Funktion? Mit anderen Worten: ist auch das Corpus luteum eine Drüse mit innerer Sekretion und welche sind ihre Wirkungen?

b) Die funktionelle Verwandtschaft zwischen dem Corpus luteum und der interstitiellen Drüse.

In einer Reihe von Untersuchungen hat Fraenkel[1]) zu beweisen versucht, dass das Corpus luteum eine Drüse mit innerer Sekretion ist, welche bewirkt, dass die für die Menstruation und für die Schwangerschaft charakteristischen Veränderungen im Uterus zustandekommen. Schon die Histologie des Corpus luteum weist darauf hin, dass hier sehr enge Beziehungen zwischen den Zellen und den Blutgefässen vorhanden sind, wie das für eine Drüse, z. B. die Leber, charakteristisch ist. Man kann nach Fraenkel kein besseres Beispiel als das Corpus luteum wählen, wenn man einem Anfänger den Bau einer innersekretorischen Drüse vor Augen führen will (vgl. die obere Figur der Tafel): „Ein weiches, intensiv und spezifisch gefärbtes, über den Durchschnitt hervorquellendes, kugeliges Organ, von seiner Umgebung scharf abgehoben, durch eine lockere Bindegewebsschale getrennt (die frühere Theca externa folliculi), leicht aushülsbar, mit einem schon makroskopisch deutlichen Zentrum; mikroskopisch von radiärem Bau, der strahlenförmig nach diesem Zentrum zu angeordnet ist; jeder Strahl aus einer einfachen Lage grosser, körnchengefüllter Zellen bestehend, die sich wie die Steine eines Baukastens zur einfachen Säule aneinanderfügen; ebenfalls radiär angeordnete Kapillaren, die aus grösseren Randgefässen senkrecht zum Zentrum streben, je zwei Säulen trennen und zwischen die einzelnen Zellen noch quere Verbindungsstücke senden; ein Bild, das ganz an den Leberacinus erinnert, nur dass die Ausführungsgänge fehlen; statt ihrer ist jede einzelne Zelle fast allseitig vom Blutgefäßsystem umsponnen." (Fraenkel, l. c. Handbuch etc. S. 23 u. 24.)

Fraenkel hat nun gezeigt, dass man wie durch Kastration, so auch schon allein durch Ausbrennen oder Ausschälen der Corpora

[1]) L. Fraenkel, Die Funktion des Corpus luteum. Arch. f. Gynäkologie, B. 68, 1903. — Neue Experimente zur Funktion des Corpus luteum. Eda, B. 91, 1910.

lutea beim Kaninchen in den ersten 6 Tagen nach der Befruchtung das Zustandekommen einer Schwangerschaft sicher verhindern kann. Fraenkel hat insgesamt 163 Experimente ausgeführt, die alle in gleichem Sinne ausgefallen sind. Ebenso kann bei der Frau der Eintritt der nächsten Menstruation verhindert werden, wenn man, wie es Fraenkel[1]) in einer Anzahl von Fällen während einer Operation getan hat, das frische Corpus luteum ausbrennt. Fraenkel (l. c. B. 68, S. 485) fasst das Ergebnis seiner Untersuchungen dahin zusammen, dass das Corpus luteum immer die gleiche Drüse ist, ob sie beim Menschen alle vier Wochen, beim Tier in entsprechenden Intervallen neugebildet wird, und dass sie stets die gleiche Funktion hat, „in zyklischer Weise dem Uterus einen Ernährungsimpuls zuzuführen, durch den er verhindert wird, in das kindliche Stadium zurückzusinken, in das greisenhafte vorauszueilen, und befähigt wird, die Schleimhaut für die Aufnahme eines befruchteten Eies vorzubereiten. Wenn ein Ei befruchtet wird, so bleibt der gelbe Körper noch einige Zeit länger in der gleichen Funktion, der in erhöhtem Masse notwendigen Ernährung des Uterus vorzustehen, um das Ei einzubetten und zu entwickeln“. Kommt eine Befruchtung nicht zustande, so bleibt es bei der Hyperämie des Uterus und der nun folgenden Blutung, der Menstruation, und das Corpus luteum bildet sich zurück.

Die Untersuchungen von Fraenkel sind von zahlreichen Autoren nachgeprüft worden. Beinahe alle Untersucher haben seine Befunde bestätigt[2]). Nach Fraenkel haben sich sehr eingehend mit der Frage der innersekretorischen Funktion des Corpus luteum Bouin und Ancel beschäftigt[3]). Beim Kaninchen findet in der Regel

[1]) Fraenkel hebt hervor, dass der Eingriff gänzlich unschädlich ist, ja sogar nützlich, „da es für die Nachbehandlung mancher Operationen nicht unerwünscht ist, wenn die Menstruation in den ersten Tagen nach der Operation nicht eintritt“. Vgl. Fraenkel, l. c. B. 68, S. 480.

[2]) Vgl. die zusammenfassende Darstellung bei Biedl, Innere Sekretion. 2. Aufl. B. II, S. 320 u. ff. — Ferner: Leo Loeb, The relation of the ovary to the uterus and mammary gland from the experimental aspect. Surgery, Gynecology and Obstetrics, 1917, p. 300. (Hier Literatur.)

[3]) Bouin et Ancel, Recherches sur les fonctions du corps jaune gestatif. I. Sur le déterminisme de la préparation de l'utérus à la fixation de l'œuf. Jl. de physiol. et pathol. génér., Vol. 12, 1910. — Ancel et Bouin, Sur les fonctions du corps jaune gestatif. II. Sur le déterminisme du développement de la glande mammaire aux cours de la gestation. Ebenda, B. 13, 1911.

keine spontane periodische Ovulation statt, wie das beim Menschen, den Primaten und verschiedenen Tieren (nach Bouin und Ancel beim Hund, Pferd, Schwein und Rind) der Fall ist. Bei den Tieren ohne spontane Ovulation tritt Ovulation gewöhnlich erst beim Coitus oder bei der sexuellen Erregung ein[1]). Bouin und Ancel haben sich nun die Frage gestellt, wie der Uterus und die Brustdrüsen beim Kaninchen reagieren, wenn man die reifen Follikel zum Platzen bringt,



Abb. 86.
Schnitt durch das Uterushorn eines Kaninchens 43 Stunden nach einem nicht befruchtenden Coitus. Mikrophotographie; 20mal vergrössert. Die Mucosa ist schon merklich verdickt, was in der Bildung von sechs Wülsten zum Ausdruck kommmt. Nach Bouin und Ancel.

ohne dass der Ovulation eine Schwangerschaft folgt: wird das dabei entstehende Corpus luteum imstande sein, am Uterus und an den Brustdrüsen die Veränderungen hervorzurufen, die für die beginnende Schwangerschaft charakteristisch sind? Die Autoren riefen bei brünstigen Kaninchen[2]), die bis zur Geschlechtsreife noch nicht mit

[1]) Bouin und Ancel erwähnen, dass andere Autoren und auch sie selbst Ausnahmen von dieser Regel — sowohl beim Kaninchen als beim Meerschweinchen — beobachtet haben.

[2]) Man verwechsle nicht periodische Ovulation mit periodischer Brunst. Auch Ratten, Meerschweinchen und Kaninchen haben ihre periodisch wiederkehrende Brunst, wenn auch die äusseren Zeichen der Brunst bei ihnen

Männchen beisammen waren und bei denen unter diesen Umständen in der Regel keine Corpora lutea vorhanden sind, die Bildung von Corpora lutea hervor, indem sie die Tiere mit Männchen zusammen-

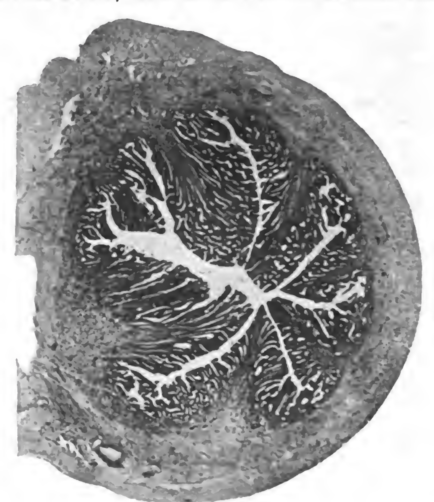


Abb. 87.
Schnitt durch das Uterushorn eines Kaninchens 10 Tage und 19 Stunden nach einem nicht befruchtenden Coitus. Mikrophotographie; 20mal vergrössert. Der Uterus hat den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht. Man sieht die tiefen Krypten des Epithels. Nach Bouin und Ancel.

brachten, bei denen einige Monate vorher die Vasotomie ausgeführt wurde. Es fand ein Coitus statt, der aber natürlich nicht befruchten

wenig ausgesprochen sind. Die Brunstzeit ist bei diesen Nagern in der Gefangenschaft von so langer Dauer, dass sie sich praktisch über das ganze Jahr erstreckt. Das kann natürlich leicht zu Täuschungen führen. Die Brunst oder das Oestrum der Nager kann nach Marshall in dioestrische Zyklen eingeteilt werden, die nur etwa zehn Tage dauern und durch ganz kurze anoestrische Perioden von einander getrennt sind. Ueber die Brunst bei Nagern vgl. namentlich das II. Kapitel in dem Buch von Marshall, Physiology of Reproduction. London 1910.

und keine Schwangerschaft einleiten konnte. Trotzdem traten tiefgehende Veränderungen am Uterus und an der Brustdrüse auf, wie sie normalerweise nur zu Beginn der Schwangerschaft vorhanden sind. Die Schleimhaut und die Muscularis des Uterus wurden hypertrophisch (Abb. 86, 87 u. 88). Es bildeten sich tiefe und enge epitheliale Krypten in der Uterusschleimhaut. Die Veränderungen waren



Abb. 88.
Schnitt durch das Uterushorn eines Kaninchens 25 Tage nach einem nicht befruchtenden Coitus. Mikrophotographie; 20mal vergrössert. Der Uterus ist beinahe zum Ruhezustand zurückgekehrt. Nach Bouin und Ancel.

7 bis 10 Tage nach dem sterilen Coitus am stärksten ausgesprochen. Einige Tage später begann die Rückbildung, die 25 Tage nach dem sterilen Coitus zu Ende kam. Die Brustdrüsen (Abb. 89 u. 90) treten in einen Zustand ein, wie er für die erste Hälfte der Schwangerschaft charakteristisch ist: die Drüsen nehmen an Grösse zu, so dass die einzelnen Mammae sich berühren; die Ausführungsgänge verlängern und verzweigen sich. In diesem Zustand verharren die Brustdrüsen etwa 14 Tage, worauf wie beim Uterus die Rückbildung

eintritt. Dieselben Veränderungen am Uterus und an den Brustdrüsen treten auch ein, wenn man zwei bis drei reife Follikel ansticht (Abb. 91). Es platzen dann noch andere Follikel desselben und des zweiten Ovariums, die Corpora lutea bilden, während die



Abb. 89.
Zwei benachbarte Brustdrüsen eines Kaninchens während der Brunst. Nach Ancel und Bouin.

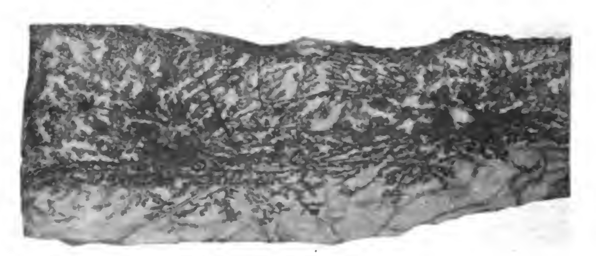


Abb. 90.
Zwei Brustdrüsen eines jungfräulichen Kaninchens 5 Tage nach einem nicht befruchtenden Coitus. Die Brustdrüsen haben sich so weit entwickelt, dass sie miteinander verschmolzen sind. Nach Ancel und Bouin.

angestochenen Follikel selbst sich gewöhnlich nicht weiter entwickeln. Werden sämtliche reifen Follikel angestochen, so werden überhaupt keine Corpora lutea gebildet: die Veränderungen am Uterus und an den Brustdrüsen bleiben dann aus. Dasselbe ist der Fall, wenn die Corpora lutea mit dem Thermokauter zerstört werden. Schon

in Gang gesetzte Schwangerschaftsveränderungen können schnell zur Rückbildung gebracht werden, wenn man die Corpora lutea zerstört. Wie Bouin's Schülerin Niskoubina gefunden hat, gleichen die Corpora lutea, die beim nicht befruchtenden Coitus oder beim Anstechen einiger reifer Follikel gebildet werden, in ihrem Aussehen und in ihrer Dauer normalen Corpora lutea, wie sie in der ersten Hälfte der Schwangerschaft vorhanden sind. Bouin und Ancel heben auch hervor, dass in ihren Versuchen die Veränderungen am Uterus und an den Brustdrüsen auch zeitlich mit der Entwicklung

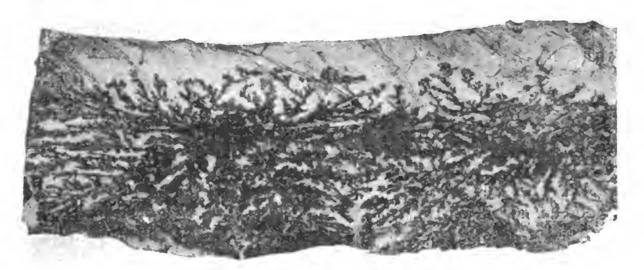


Abb. 91.
Zwei Brustdrüsen eines jungfräulichen Kaninchens 4 Tage und 18 Stunden nach Erscheinen von Corpora lutea, hervorgerufen durch Einstich in reife Follikel. Nach Ancel und Bouin.

des Corpus luteum zusammenfallen: auch beim Corpus luteum beginnt etwa am 14. Tage die Rückbildung. Aus allen diesen Beobachtungen schliessen Bouin und Ancel, dass das Corpus luteum am Uterus die Veränderungen auslöst, durch welche dieses Organ für die Einbettung des befruchteten Eies vorbereitet wird, und dass das Corpus luteum die Brustdrüsen in den Zustand versetzt, in welchem sie sich in der ersten Hälfte der Schwangerschaft befinden. Dass diese Veränderungen durch die Plazenta und durch die Frucht bedingt seien, wie manche Autoren annehmen, wird durch die Versuche von Bouin und Ancel widerlegt, da hier ja eine Frucht gar nicht vorhanden war. Wir kommen auf die Frage über den

Einfluss der Frucht auf die Schwangerschaftsveränderungen unten noch zurück (vgl. S. 243 u. 244).

Die Befunde von Bouin und Ancel bestätigen in glänzender Weise die Born-Fraenkel'sche Theorie von der innersekretorischen Funktion des Corpus luteum. Erinnern wir uns nun an dieser Stelle der Versuche von Steinach und Holzknecht, in denen durch die Röntgenbestrahlung eine beschleunigte Obliteration der Follikel ausgelöst wurde. Erinnern wir uns auch der Versuche von Steinach und Athias, wo in Ovarien, die auf Männchen transplantiert wurden, eine vermehrte Follikelatresie vorhanden war. Wie wir oben gesehen haben, kann eine solche vermehrte Follikelatresie, die mit einer Vermehrung des interstitiellen Gewebes im Ovarium einhergeht, zu denselben Veränderungen am Uterus und an den Brustdrüsen führen, wie wir sie in der Schwangerschaft beobachten. Sehen wir zunächst davon ab, dass in den Versuchen von Steinach und Holzknecht die Schwangerschaftsveränderungen weiter gediehen waren als in den Versuchen von Bouin und Ancel, und halten wir uns zunächst an die Tatsache, dass in beiden Fällen Schwangerschaftsveränderungen eingeleitet wurden. Es kann eine Hypertrophie der Brustdrüse, wie sie für die Schwangerschaft charakteristisch ist, mit nachfolgender Milchsekretion eintreten, ohne dass auch nur ein einziges Corpus luteum in den Ovarien vorhanden ist[1]). Es ist nach alledem der Schluss von Steinach berechtigt, dass dieselben Aufgaben, die das Corpus luteum auf innersekretorischem Wege erfüllt, auch die obliterierenden Follikel und die aus ihnen hervorgehenden interstitiellen Zellen besorgen können. Zwischen den Theka-Luteinzellen der atretischen Follikel, die das Bildungsmaterial der interstitiellen Drüse sind, und den Granulosa-Luteinzellen des Corpus luteum besteht kein prinzipieller Unterschied bezüglich der Funktion. Das Auftreten des Corpus luteum, wie es während der Schwangerschaft beobachtet wird, könnte man als einen frischen Schub von Drüsenzellen auffassen, die in derselben Richtung wirksam sind, wie die interstiti-

[1]) Vgl. auch Sand, Experimentelle Studier etc. S. 141 und 175.

ellen Zellen oder die Theka-Luteinzellen der atretischen Follikel ausserhalb der Schwangerschaft. Wir kommen auf diese Frage noch zurück.

Wir müssen nach alledem auch den zweiten Teil der Frage bejahen, die wir oben gestellt haben: zwischen der interstitiellen Drüse und dem Corpus luteum besteht eine Verwandtschaft in der physiologischen Funktion. Und noch mehr: es ist sehr wahrscheinlich, dass die Zellen der interstitiellen Drüse und die Zellen des Corpus luteum physiologisch gleichwertig sind, dass zwischen der Funktion der interstitiellen Drüse und derjenigen des Corpus luteum nur ein quantitativer Unterschied besteht.

Dass zwischen den atresierenden Follikeln, oder der interstitiellen Drüse, und dem Corpus luteum graviditatis enge physiologische Beziehungen vermutet werden müssen, geht auch aus einer anderen Beobachtung hervor. Während der Schwangerschaft ist die Zahl der atretischen Follikel, welche die unterstitiellen Zellen liefern, im menschlichen Ovarium stark vermehrt. Alle Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, konnten diesen Befund erheben, obwohl ihre Angaben über das Vorkommen der interstitiellen Drüse beim Menschen und den Säugetieren im Uebrigen ja sehr von einander abweichen. Nach Aschner fällt nun die Vermehrung der Follikelatresie im menschlichen Ovarium in die zweite Hälfte der Schwangerschaft, d. h. in eine Zeit, wo das Corpus luteum schon degeneriert ist. Wenn diese Beobachtung richtig ist, dann könnte man, wie Biedl mit Recht bemerkt (l. c. S. 337), die Vermehrung der interstitiellen Zellen während der Schwangerschaft in dem Sinne deuten, dass die interstitiellen Zellen der atretischen Follikel für die Luteinzellen des Corpus luteum einspringen, die unterdessen der Degeneration verfallen sind: die Theka-Luteinzellen treten an die Stelle der Granulosa-Luteinzellen. In beiden Fällen würde es sich um dieselben innersekretorisch wirksamen Elemente handeln, ob es nun die Thekazellen der unreifen Follikel oder die Granulosazellen des reifen Follikels wären.

Auch noch eine andere Beobachtung von Aschner könnte zugunsten der Auffassung verwertet werden, dass zwischen Corpus luteum und interstitieller Drüse eine physiologische Verwandtschaft besteht: die Beobachtung, dass bei denjenigen Arten, welche zahl-

reiche Junge auf einmal werfen, die interstitielle Drüse stärker ausgebildet ist (vgl. S. 193 dieses Buches). Der grösseren Masse von Granulosa-Luteinzellen in der Schwangerschaft, d. h. der grösseren Anzahl von Corpora lutea, würde eine grössere Masse von Theka-Luteinzellen vor der Schwangerschaft entsprechen, wie ja auch anzunehmen ist, dass bei fertileren Arten den grösseren Anforderungen an die innere Sekretion des Ovariums in der Schwangerschaft auch grössere Anforderungen vor der Schwangerschaft entsprechen, soweit es sich um die Gestaltung des Uterus und der Brustdrüsen bei den fertileren Arten handelt. Es wäre sehr zu wünschen, dass die vergleichend-histologischen Untersuchungen von Aschner in dieser Richtung weiter fortgesetzt würden.

Wir haben bisher die interstitielle Drüse allein dem Corpus luteum graviditatis gegenübergestellt. Wir haben jedoch schon erwähnt, dass, wie aus den Versuchen von Fraenkel hervorgeht, auch die Menstruation vom Corpus luteum abhängig zu sein scheint. Bestehen dieselben Beziehungen auch zwischen der interstitiellen Drüse und dem Corpus luteum menstruationis? Wir müssen hier im Auge behalten, dass die Angaben der Autoren über die Ausdehnung, welche die interstitielle Drüse beim Menschen zur Zeit der Pubertät, d. h. beim Auftreten des ersten Corpus luteum menstruationis, und während der folgenden Menstruationen besitzt, noch sehr widerspruchsvoll sind. Wie wir schon erwähnt haben, nimmt die interstitielle Drüse im menschlichen Ovarium nach Aschner bis zur Pubertät allmählich ab, so dass das erste Corpus luteum menstruationis gewissermassen für die atretischen Follikel einspringt, wie die atretischen Follikel in der Schwangerschaft für das degenerierte Corpus luteum graviditatis Ersatz zu schaffen scheinen. Aber den Angaben von Aschner stehen diejenigen von Wallart, Seitz u. a. entgegen; diese Autoren haben eine Zunahme der interstitiellen Drüse während der Menstruation beobachtet. In derselben Weise wie das Corpus luteum menstruationis die interstitielle Drüse im menschlichen Ovarium verdrängt, lässt nach Aschner auch das Corpus luteum der Brunst im Ovarium der Säugetiere die interstitielle Drüse in den Hintergrund treten (vgl. Abb. 66 u. 67, S. 192).

Schon Bouin und Ancel[1]) hatten versucht, das Corpus luteum menstruationis zur interstitiellen Drüse funktionell in Beziehung zu setzen. Bouin und Ancel unterscheiden zwei Gruppen unter den Säugetieren: zur ersten Gruppe gehören die Arten mit spontaner Ovulation, zur zweiten die Arten, bei denen eine Ovulation nur dann eintritt, wenn eine sexuelle Annäherung stattgefunden hat. Die Tiere mit spontaner Ovulation, zu denen Bouin und Ancel den Menschen, die Primaten, Hund, Pferd, Schwein und Rind zählen, haben zweierlei Corpora lutea: die periodisch sich bildenden Corpora lutea der Menstruation bezw. der Brunst und die Corpora lutea der Schwangerschaft. Die Tiere ohne spontane Ovulation haben nur Corpora lutea der Schwangerschaft; zu dieser Gruppe gehören nach Bouin und Ancel das Kaninchen, das Meerschweinchen, die Maus und die Katze. Diejenigen Arten, bei denen periodische Corpora lutea nicht zur Ausbildung gelangen, sind es nun, welche eine wohl ausgebildete interstitielle Drüse besitzen, während bei den Arten, bei denen es in bestimmten Zeiträumen zu einer spontanen Ovulation und zu periodischen Corpora lutea kommt, eine interstitielle Drüse nicht vorhanden ist. Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass die Autoren nur dann von einer interstitiellen Drüse sprechen, wenn das interstitielle Gewebe den grössten Teil des Ovariums einnimmt, wie das beim Kaninchen und Meerschweinchen der Fall ist, nicht aber, wenn das interstitielle Gewebe nur in Form von zerstreuten Zellnestern vorhanden ist. Da wir in den vorausgegangenen Abschnitten dahin gekommen sind, auch die an letzter Stelle genannten Gebilde als interstitielle Drüse aufzufassen, so müssten wir heute die Einteilung von Bouin und Ancel in folgendem Sinne abändern: diejenigen Arten, die keine spontane Ovulation und damit auch keine periodischen Corpora lutea haben, besitzen eine gut entwickelte interstitielle Drüse; die Arten dagegen, bei denen eine spontane Ovulation vorkommt und periodische Corpora lutea gebildet werden, haben eine weniger gut ausgebildete interstitielle Drüse. Aus den hier vorliegenden Beziehungen schliessen Bouin und Ancel, dass die periodischen Corpora lutea ein

[1]) Bouin et Ancel, Sur les homologies et la signification des glandes à sécrétion interne de l'ovaire. C. r. Soc. Biol. 1909, t. II. p. 464 et 497.

physiologisches Aequivalent der interstitiellen Drüse sind. Zur Stü dieser Auffassung ziehen die Autoren die Tatsache heran, das interstitielle Drüse wie das Corpus luteum aus Follikeln g werden, dass sie beide aus ähnlichen Zellen bestehen und dass periodische Corpus luteum bei den Arten mit spontaner zur Zeit der Geschlechtsreife auftritt, wo bei den Arten tane Ovulation die interstitielle Drüse ihre volle Ausbildu. Bouin und Ancel gehen so weit, dass sie der interstitiellen und dem periodischen Corpus luteum auf der einen Seite und dem Corpus luteum graviditatis auf der anderen Seite verschiedene Funktionen zuschreiben: die interstitielle Drüse und das periodische Corpus luteum bedingen die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsmerkmale in derselben Weise wie die Zwischenzellen des Hodens es beim männlichen Geschlecht tun; das Corpus luteum graviditatis, das bei sämtlichen Säugetierarten vorhanden ist, leite dagegen die Schwangerschaftsveränderungen ein.

Wir werden gleich sehen, dass die Einteilung von Ancel und Bouin den Tatsachen nicht in allem gerecht wird. Aber der Auffassung von Ancel und Bouin liegt jedenfalls die richtige Annahme zugrunde, dass eine prinzipielle Trennung von obliterierenden Follikeln auf der einen Seite und einem Corpus luteum, wie es bei der periodischen Ovulation entsteht, auf der anderen Seite nicht vorgenommen werden darf. Wie die obliterierenden Follikel, so liefern auch die periodischen Corpora lutea das Bildungsmaterial für die innersekretorische Drüse.

Ein schwacher Punkt in der Einteilung von Bouin und Ancel ist vor allem folgendes Moment. Wir haben oben erwähnt (vgl. S. 231), dass Bouin und Ancel sich schon selbst überzeugen konnten, dass beim Kaninchen und Meerschweinchen zuweilen auch eine spontane Ovulation, also eine Bildung von Corpora lutea ohne Schwangerschaft vorkommt. Auch Aschner[1]) fand bei einem isoliert aufge-

[1]) Aschner, Ueber Morphologie und Funktion des Ovariums unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Archiv für Gynäkologie, B. 102, 1914, S. 459.

zogenen, sicher virginellen geschlechtsreifen Meerschweinchen Corpora lutea. Sogar in transplantierten Ovarien von Meerschweinchen und Ratten wurden von verschiedenen Autoren Corpora lutea nachgewiesen. Auch ist zu berücksichtigen, dass zwischen atresierenden Follikeln und Corpora lutea keine scharfe Grenze gezogen werden kann. Aber diese berechtigten Einwände machen die Einteilung von Bouin und Ancel keinesfalls hinfällig. Wenn eine spontane Ovulation bei den Arten mit einer gut entwickelten interstitiellen Drüse auch vorkommt, so ist es doch sehr wohl möglich und sogar sehr wahrscheinlich, dass die spontane Ovulation und die Bildung von periodischen Corpora lutea bei diesen Arten quantitativ eine geringere Rolle spielt als bei anderen Arten, bei denen die interstitielle Drüse weniger gut ausgebildet ist. So bringt die Einteilung von Bouin und Ancel in letzter Linie nur zum Ausdruck, dass wahrscheinlich die Zellen der obliterierenden Follikel, oder der interstitiellen Drüse, und die Zellen der periodischen Corpora lutea für einander eintreten können. In dieser einschränkenden Fassung wird man der Einteilung von Bouin und Ancel als einer geeigneten Arbeitshypothese wohl zustimmen können. Uebrigens haben Bouin und Ancel wohl auch schon selbst die Notwendigkeit empfunden, ihre Einteilung dehnbarer zu machen, indem sie darauf hingewiesen haben, dass zwischen den beiden Gruppen mit und ohne spontane Ovulation Uebergänge vorhanden sind: erstens, Arten, die wohl periodische Corpora lutea besitzen, in deren Ovarien aber auch Spuren einer interstitiellen Drüse vorhanden sind, und zweitens, Arten, bei denen zwar keine spontane Ovulation stattfindet, aber bei denen es trotzdem zur Bildung von periodischen Corpora lutea aus reifen nicht geplatzten Follikeln kommt. Zur ersten Uebergangsgruppe können wir heute, namentlich nach den Untersuchungen von Aschner, alle Arten zählen, bei denen die atresierenden Follikel nicht zu einem kompakten Gewebe zusammenfliessen; die Grenzgruppe, welche Bouin und Ancel annehmen und bei der eine interstitielle Drüse überhaupt nicht vorkommen soll, ist in Wirklichkeit nicht vorhanden. Die an zweiter Stelle genannte Uebergangsgruppe würde die Arten umfassen, bei denen Corpora lutea

der Brunst gebildet werden. Das Problem der Brunst ist einstweilen noch sehr kompliziert; aber auf jeden Fall lässt sich sagen, dass auch die zweite Grenzgruppe, wo nur eine interstitielle Drüse und keine periodischen Corpora lutea vorhanden sein sollen, in der Wirklichkeit wohl nicht angetroffen wird. Den Tatsachen wird man wohl am ehesten gerecht, wenn man annimmt, dass jedem Mehr an interstitieller Drüse ein Weniger an periodischen Corpora lutea, und jedem Mehr an periodischen Corpora lutea ein Weniger an interstitieller Drüse entspricht. In letzter Linie ist das der gute Kern in der Einteilung von Bouin und Ancel.

Ganz entschieden muss man jedoch die Annahme von Bouin und Ancel zurückweisen, dass die interstitielle Drüse und das periodische Corpus luteum auf der einen Seite, das Corpus luteum graviditatis auf der anderen Seite völlig verschiedene Funktionen haben. Dass die interstitielle Drüse und das Corpus luteum graviditatis physiologisch verwandt sind, haben wir oben zu zeigen versucht. Namentlich die Versuche von Steinach und Holzknecht beweisen diese Verwandtschaft. Aber auch die physiologische Verwandtschaft zwischen Corpus luteum menstruationis und Corpus luteum graviditatis lässt sich erweisen. Hitschmann und Adler[1]) haben gezeigt, dass der Uterus etwa zehn Tage vor der Menstruation in einen Zustand eintritt, wie er für die beginnende Gravidität charakteristisch ist: die Schleimhaut ist ödematös, die Blutgefässe sind erweitert, die Bindegewebszellen werden polygonal oder dreieckig; die Drüsen der Uterusschleimhaut werden tiefer und schlängeln sich. Es finden also während der Menstruation Veränderungen statt, die der Deziduabildung entsprechen. „Die Schleimhaut erlangt unmittelbar vor der Menstruation oft einen so hohen Grad von Aehnlichkeit mit einer ganz jungen Schwangerschaftsdezidua, dass mikroskopisch ein Unterschied nicht zu erkennen ist. Bleibt Befruchtung aus, so kommt es zur Blutung“[2]). Der Schwerpunkt der Menstruation liegt also gar

[1]) Hitschmann und Adler, Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der normalen und entzündeten Uterusmucosa. Archiv f. Gynäkologie, B. 100, 1913. — Vgl. auch Kapitel X von Fraenkel, Normale und pathologische Sexualphysiologie des Weibes. Handbuch etc, namentlich S. 498 u. ff.

[2]) Hitschmann und Adler, l. c. p. 235.

nicht in der Blutung, sondern in den deziduähnlichen Schleimhautveränderungen, die der Blutung vorausgehen und kurz vor dem Eintritt derselben ihre volle Ausbildung erreichen. Die Blutung ist nur das Zeichen der einsetzenden Rückbildung. Angesichts dieser Befunde von Hitschmann und Adler erscheint es beinahe selbstverständlich, dass das Corpus luteum der Menstruation und der Schwangerschaft als physiologisch gleichwertig zu betrachten sind, vorausgesetzt, dass es gelingt, den Beweis zu erbringen, dass die prämenstruelle deziduale Umwandlung der Uterusschleimhaut zeitlich mit der Entwicklung des Corpus luteum zusammenfällt. Diesen Beweis hat Fraenkel erbracht. Durch die Betrachtung der Ovarien bei Laparotomien wegen extragenitaler Erkrankungen konnte er feststellen, dass das frische Corpus luteum schon etwa zehn Tage vor der Menstruation im Ovarium nachzuweisen ist, d. h. zu demselben Zeitpunkt, wo nach Hitschmann und Adler die prämenstruellen Veränderungen im Uterus einsezten[1]. Auch die Brustdrüsen schwellen während der Menstruation an und sie können zuweilen sogar Flüssigkeit absondern. All das deutet darauf hin, dass die Wirkungen des Corpus luteum menstruationis und des Corpus luteum graviditatis identisch sind. Die menstruelle Blutung ist nach alledem nur eine der beiden Richtungen, in denen der prämenstruell veränderte Uterus sich weiter entwickeln kann: es setzen sich die prämenstruellen Veränderungen in Schwangerschaft fort, wenn ein befruchtetes Ei in den Uterus eintritt, oder sie laufen in eine Abstossung der hyperämischen Schleimhaut aus, wenn eine Befruchtung nicht stattgefunden hat.

Eine Frage für sich ist es, worauf es beruht, dass nach der Festsetzung des Eies in der Uterusschleimhaut weitere Veränderungen in der Uteruswandung vor sich gehen, namentlich aber in den Brustdrüsen, die entfernt von der Frucht gelegen sind. Es ist hier eine Kombination von zweierlei Einwirkungen in Betracht zu ziehen. Es könnte sich, erstens, um einen Einfluss der sexuellen Erregung han-

---

[1]) Ueber ähnliche Befunde berichten auch andere Autoren. Vgl. Robert Meyer, Ueber die Beziehung der Eizelle und des befruchteten Eies zum Follikelapparat, sowie des Corpus luteum zur Menstruation. Archiv f. Gynäkologie, B. 100, 1913, p. 6. — Carl Ruge II, Ueber Ovulation, Corpus luteum und Menstruation. Ebenda.

deln, wie in den Versuchen von Bouin und Ancel, in denen ein steriler Coitus stattfand, die Entwicklung des Uterus und der Brustdrüsen aber weiter ging als in der Brunst. Zweitens käme ein Einfluss in Betracht, der von der Plazenta und der Frucht ausginge. Dabei wäre zu berücksichtigen, dass dieser durch das Blut vermittelte Einfluss ein mehr oder weniger direkter sein könnte. Das Wachstum der Brustdrüsen könnte durch Stoffe beeinflusst werden, welche aus der Plazenta ins Blut gelangen und damit auch die Brustdrüsen erreichen. Aber es ist möglich und auch sehr wahrscheinlich, dass diese Stoffe auch auf das Ovarium wirken und eine Reihe von Veränderungen in denselben auslösen: das Corpus luteum graviditatis bleibt länger bestehen als das Corpus luteum menstruationis und es findet eine vermehrte Atresie von Follikeln statt. Es wäre darum sehr wohl möglich, dass die Plazenta auf dem Umwege über das Ovarium auf die Brustdrüse wirkt, indem es eine vermehrte Bildung von innersekretorisch wirksamen Elementen im Ovarium hervorruft[1]). Das ist umso wahrscheinlicher, als Steinach und Holzknecht, wie wir gesehen haben, durch Röntgenbestrahlung auch bei nicht graviden Weibchen eine Entwicklung der Brustdrüsen mit Milchsekretion hervorrufen konnten, wenn durch die Bestrahlung eine vermehrte Follikelatresie erzielt wurde. Dasselbe ist auch bei der gekreuzten Transplantation von Ovarien der Fall, wo eine Milchsekretion sogar bei ursprünglich männlichen Tieren beobachtet wurde (vgl. Kap. VI). Auf der anderen Seite ist aber auch zu berücksichtigen, dass die Entwicklung der Brustdrüse nicht stillsteht, wenn in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft die Kastration ausgeführt wird. Keines dieser Momente darf ausser Acht gelassen werden, wenn man die Frage diskutiert, worauf die Hypertrophie der Milchdrüse in der Schwangerschaft und die nach der Ausstossung der Frucht einsetzende Sekretion beruht. Ich glaube, man ist hier häufig zu schnell mit den Schlüssen bereit.

c) Einwände gegen die Lehre von der innersekretorischen Funktion des Corpus luteum.

Gegen die Lehre von der innersekretorischen Funktion des

[1]) Vgl. hier namentlich die Versuche von Leo Loeb, Corpus luteum and the periodicity in the sexual cycle. Science, Vol. 48, 1918. Siehe S. 275.

Corpus luteum sind verschiedene Einwände erhoben worden, namentlich so weit es sich um die Beziehungen des Corpus luteum zur Menstruation und zur Brunst handelt. Da, wie wir oben gesehen haben, das Corpus luteum mit der interstitiellen Drüse als physiologisch gleichwertig zu betrachten ist, so gewinnen diese Einwände in unserem Zusammenhang eine um so grössere Bedeutung, und wir müssen an dieser Stelle untersuchen, wie weit die erhobenen Einwände berechtigt sind oder nicht. Aschner[1]), Marshall und Runciman[2]) haben diese Einwände vor kurzem zusammengefasst, und ihre Darstellungen legen wir unserer Auseinandersetzung zugrunde.

Von verschiedenen Autoren ist darauf hingewiesen worden, dass die zeitlichen Verhältnisse zwischen der Bildung des Corpus luteum menstruationis und der menstruellen Schleimhautumwandlung gegen eine Abhängigkeit der letzteren vom Corpus luteum sprechen. Nach Ahlfeld soll die menstruelle Umwandlung der Uterusschleimhaut schon vor dem Follikelsprung beginnen, zu einer Zeit, wo nur der ausgereifte Graaf'sche Follikel vorhanden ist. Halban und Köhler fanden, dass nach operativer Entfernung des Ovariums mit einem Corpus luteum die Menstruation ausnahmslos zwei bis vier Tage nach der Operation eintrat. Die Autoren zogen aus ihren Beobachtungen den Schluss, dass das Corpus luteum die Menstruation hemmt und dass der Fortfall des Corpus luteum die Menstruation beschleunigt. Nach Aschner spricht in demselben Sinne die Beobachtung, dass wenige Tage nach der Exstirpation eines oder beider Ovarien häufig eine Uterusblutung eintritt und dass bei Frauen mit einseitiger Corpus luteum-Zyste Amenorrhöe vorhanden ist. Wir werden unten zeigen, dass diese klinischen Befunde in keiner Weise der Auffassung von Fraenkel widersprechen.

Die Menstruation kommt auch bei den Primaten vor, und Heape

[1]) Aschner, Die Blutdrüsenerkrankungen des Weibes. Wiesbaden 1918. Vgl. S. 46—57.

[2]) Marshall, The physiology of reproduction. London 1910. Vgl. namentlich S. 336—345, ferner S. 135 u. ff. — Marshall und Runciman, On the ovarian factor concerned in the recurrence of the oestrous cycle. Jl. of physiology, Vol. XLIX, 1914. p. 17.

konnte feststellen, dass bei Affen zur Zeit der Menstruation reife Follikel oder frische Corpora lutea nicht vorhanden zu sein brauchen. Das gilt auch für die Brunst der Tiere. Bei verschiedenen Fledermäusen findet die Kopulation im Herbst statt, während die Ovulation erst im folgenden Frühling eintritt; die Spermatozoen werden während des ganzen Winterschlafes im Uterus aufbewahrt. Die Brunsterscheinungen, die bei den Fledermäusen im Herbst beobachtet werden, können also nicht durch ein Corpus luteum oder durch einen reifen Graaf'schen Follikel aufgelöst werden. Bei den meisten Tieren findet die Ovulation erst statt, wenn das „Proœstrum", durch das die Brunst eingeleitet wird, vorüber ist, so dass zu Beginn der Brunst keine Corpora lutea vorhanden sein können. Ferner soll es bei vielen Tieren, so beim Kaninchen (vgl. oben) und bei der Katze erst dann zur Ovulation kommen, wenn eine sexuelle Annäherung stattgefunden hat; die Brunstveränderungen könnten hier also nicht durch ein Corpus luteum bedingt sein. Marshall und Runciman glauben in neuen Untersuchungen an Hunden nachgewiesen zu haben, dass auch hier die Brunst nicht von reifen oder beinahe reifen Graaf'schen Follikeln und ebensowenig vom Corpus luteum abhängig sein kann. Ich finde, dass ihre Befunde keinesfalls in diesem Sinne sprechen. Die Autoren ziehen jedoch aus ihren Untersuchungen den Schluss, dass die allgemein verbreitete Auffassung, die Reifung des Graaf'schen Follikels und das Einsetzen der Menstruation oder der Brunst stünden sich wie Ursache und Wirkung gegenüber, endgiltig fallen gelassen werden muss.

Wenn das Corpus luteum für den Eintritt der Brunstveränderungen und der prämenstruellen Erscheinungen nicht verantwortlich gemacht werden kann, ja das Corpus luteum die menstruelle Blutung sogar hemmt, so muss nach Aschner angenommen werden, dass der Follikelapparat und namentlich die Eizelle selbst die wichtigsten innersekretorischen Wirkungen ausübt. Mit Bezug auf die Eizelle ist die Auffassung von Aschner ganz unbegründet und unannehmbar. Wir besitzen keinen einzigen Hinweis darauf, dass die Eizelle innersekretorisch wirksam sei. Im Gegenteil: die Transplantationsversuche und die Bestrahlungsversuche weisen darauf hin, dass trotz sehr

weitgehender Degeneration der Eizellen am Uterus und an der Brustdrüse Veränderungen eintreten können, wie sie für das Prämenstruum und für die beginnende Schwangerschaft charakteristisch sind. Mit der Annahme aber, dass der „Follikelapparat" die für die Menstruation charakteristischen Veränderungen auf innersekretorischem Wege bedinge, schafft Aschner in Wahrheit gar keinen Gegensatz zur Auffassung, dass das Corpus luteum diese Veränderungen auslöse, wenn er auch glaubt, damit etwas ganz anderes zu sagen, als die Vertreter der Corpus luteum-Theorie. Die Ausführungen in den beiden vorausgegangenen Abschnitten müssen überzeugen, dass zwischen den verschiedenen Zuständen, in welchen wir einen Follikel überhaupt antreffen können, in histologischer Beziehung, wie auch bezüglich der physiologischen innersekretorischen Wirkung eine scharfe Grenze nicht gezogen werden darf. Alle Stadien, die der Follikel durchläuft, wenn er sich von einem Primordialfollikel in einen reifen Graaf'schen Follikel und schliesslich in ein Corpus luteum verwandelt, sind augenscheinlich **in mehr oder weniger starkem Masse** imstande, eine innersekretorische Wirkung auszuüben[1]). Es ist darum sehr wohl denkbar und auch wahrscheinlich, dass die innersekretorischen Einflüsse von Seiten des Follikels, die schliesslich zur deziduähnlichen Umwandlung der Schleimhaut im Prämenstruum führen, schon einsetzen, bevor noch von einem reifen

[1]) Erst bei der Korrektur habe ich die Arbeit von Bucura, Zur Theorie der inneren Sekretion des Eierstocks, Zentralbl. für Gynäkologie, 1913, p. 1839, kennen gelernt, nachdem ich durch Sand auf diese Arbeit aufmerksam wurde. Das Ergebnis meiner theoretischen Betrachtungen deckt sich mit dem Grundgedanken von Bucura, dass dem Follikel schlechtweg die innersekretorische Funktion des Ovariums zuzuschreiben ist. Die Auffassung dagegen von Bucura, dass die interstitiellen Zellen des Ovariums bloss der Speicherung der Hormone dienen, die in den Zellen des Follikels produziert werden, ist meiner Meinung nach nicht genügend begründet. Diese Auffassung resultiert bei Bucura daraus, dass er „Follikel" und „interstitielle Drüse" histologisch als zwei absolute Gegensätze auffasst. Unter den ersteren Begriff fallen nach Bucura allein die epithelialen Granulosazellen, unter den zweiten die bindegewebigen Zellen der Theca interna. Wir haben im Vorhergehenden gesehen, dass diese Voraussetzung nicht für alle Arten zutrifft. — Sand hat sich auf Grund seiner sehr zahlreichen Transplantationsversuche der Auffassung von Bucura angeschlossen.

Graaf'schen Follikel oder gar von einem Corpus luteum gesprochen werden kann. Der vaskularisierte geborstene Follikel bezw. die prämenstruellen Schleimhautveränderungen sind nur eines der Stadien, welche von Ursache und Wirkung in dem ganzen Prozess durchlaufen werden. Die einzelnen Stadien, welche ein Follikel während seiner Entwicklung durchlaufen kann, unterscheiden sich bezüglich ihrer innersekretorischen Wirkung wahrscheinlich quantitativ, und daraus erklärt es sich, dass man im Bestrahlungsversuch gleichsam durch ein Ausschütten von atresierenden Follikeln in das Stroma dieselben Wirkungen erzielen kann, wie durch ein Corpus luteum graviditatis. Im Bestrahlungsversuch und bei der gekreuzten Transplantation wird augenscheinlich ein Reiz auf den Follikelapparat ausgeübt, der zu einer beschleunigten Entwicklung desselben führt und damit die Zahl der Follikel vermehrt, welche gleichzeitig der Atresie verfallen. Aus den bloss quantitativen Unterschieden in der innersekretorischen Wirksamkeit der verschiedenen Entwicklungsstadien des Follikels ist es wohl auch zu verstehen, dass bei anderen Arten, so bei den Affen, die Menstruation eintreten kann, ohne dass reife Graaf'sche Follikel oder Corpora lutea vorhanden sind.

Dieselben Gesichtspunkte müssen wir auch mit Bezug auf die Brunst geltend machen. Man darf hier nicht das ganze Problem um die Frage zentrieren, ob ein reifer Graaf'scher Follikel oder ein Corpus luteum im Prooestrum vorhanden ist oder nicht. Es kommt vielmehr darauf an, zu untersuchen, ob zu Beginn der Brunst irgendwelche Veränderungen im Ovarium eintreten, die auf eine vermehrte Aktivität innersekretorisch wirksamer Zellen hinweisen. Eine Frage für sich ist es, welche Form innersekretorischer Zellen im gegebenen Einzelfall in Aktion treten, ob es die Theka-Luteinzellen atresierender Follikel sind, die Granulosa-Zellen reifender Follikel oder die Luteinzellen des Corpus luteum. Nicht einzelne Teile des Follikelapparates oder des ovariellen Stromas müssen auf ihren Zustand in der Menstruation, der Brunst und der Schwangerschaft untersucht werden, sondern Follikelapparat und Stroma als ein Ganzes. Das Problem über den innersekretorischen Einfluss des Ovariums auf die Menstruation und die Brunst muss von diesem Gesichtspunkte aus

neu untersucht werden. Wir haben schon erwähnt, dass nach Wallart die Masse der atresierenden Follikel während der Menstruation vielleicht vermehrt ist. Wie verhält sich die Follikelatresie, wie verhalten sich die interstitiellen Zellen schlechtweg vor und während der Brunst? Das ist das grosse Problem, von dem die Frage über die zeitlichen Verhältnisse zwischen dem reifen Graaf'schen Follikel und der Brunst, dem Corpus luteum und der Menstruation nur ein Teil ist.

Auch die Einwände, die Aschner auf Grund klinischer Erfahrungen (vgl. S. 245) gegen die Auffassung erhoben hat, dass das Corpus luteum die Menstruation bedingt, sind nicht stichhaltig und müssen entschieden zurückgewiesen werden. Wir müssen annehmen, dass die menstruelle Blutung nur ein Zeichen dafür ist, dass die prämenstruellen Schleimhautveränderungen, die vom Corpus luteum bedingt werden, aber auch mit ihm fallen, plötzlich abgebrochen wurden, anstatt sich in Schwangerschaftsveränderungen fortzusetzen. Aus dieser Beziehung ist zu verstehen, wieso ein persistierendes Corpus luteum mit einer Verzögerung der menstruellen Blutung verbunden sein kann: es persistiert das Praemenstruum und die Blutung wird zeitlich hinausgeschoben. Die Amenorrhöe, die bei einseitiger Corpus luteum-Zyste vorkommt, dürfte auf diese Weise zu erklären sein; sie wäre aufzufassen als ein in die Länge gezogenes Prämenstruum. Die Richtigkeit dieser Auffassung liesse sich durch die Untersuchung der Uterusschleimhaut in solchen klinischen Fällen kontrollieren. Aschner sagt, die menstruelle Blutung wird durch das Corpus luteum „gehemmt“. Ich halte es jedoch für unzulässig, den Ausdruck von Aschner hier anzuwenden, da durch ihn der Eindruck erweckt werden könnte, dass das Corpus luteum gleichsam gegen einen anderen Faktor ankämpft und dadurch die menstruelle Blutung verzögert, während in Wahrheit das Corpus luteum sowohl den Boden für die menstruelle Blutung vorbereitet, als durch seine Persistenz den Eintritt der Blutung zeitlich hinausschiebt. In diesem Zusammenhang ist auch zu verstehen, wieso unter Umständen eine vorzeitige Zerstörung oder Entfernung eines Corpus luteum den Eintritt der menstruellen Blutung beschleunigen wird: das muss der Fall sein, wenn das Corpus luteum

zu einem Zeitpunkt zerstört oder entfernt wird, wo die prämenstruellen Veränderungen schon so weit gediehen sind, dass eine verfrühte, wenn vielleicht auch abgeschwächte Menstruation eintreten kann.

* * *

Ueberblicken wir das gesamte Tatsachenmaterial, über das in den Abschnitten 3 bis 5 berichtet worden ist, so werden wir zur Auffassung gedrängt, dass im Mittelpunkt der innersekretorischen Tätigkeit der weiblichen Geschlechtsdrüse ein Zellenmaterial steht, das zum Teil vom Epithel der Membrana granulosa, zum Teil von der bindegewebigen Theca interna abstammt, dass ferner dieses Zellenmaterial sowohl von den obliterierenden Follikeln, als von den bei der Ovulation berstenden Follikeln geliefert wird und dass die periodisch wiederkehrende Schwellung des Uterus und die periodisch wiederkehrende Steigerung der Erregbarkeit der sexuellen Reflexe, wie sie uns in der Menstruation und in der Brunst entgegentreten, der Ausdruck dafür sind, dass ein neuer Schub von innersekretorischen Drüsenzellen erfolgt ist. Es mag dabei dahingestellt bleiben, ob dieser neue Schub aus einer Vermehrung von Zellen resultiert, oder, wie Tandler und Groß[1]) annehmen, ob nur eine Aktivierung der Drüsenzellen erfolgt; in den Theka-Luteinzellen findet man Mitosen ebensowenig wie in den Zwischenzellen des Hodens, die vor der Brunst an Zahl vermehrt erscheinen. Jedenfalls ist es sehr wahrscheinlich, dass die Periodizität im Sexualleben des weiblichen Geschlechts im Zeichen von Zellen steht, die aus dem Follikelapparat stammen.

Bisher gingen alle Betrachtungen über das Corpus luteum davon aus, dass die Berstung des Follikels, die Ovulation die Bildung desselben auslöse. Das Corpus luteum war das Ergebnis des geborstenen Follikels, wobei die Berstung des Follikels aus mechanischen Momenten erklärt wurde. Nun haben wir aber gesehen,

[1]) Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913. Vgl. S. 91—97.

dass manche Tatsachen dafür sprechen, dass die Spermatogenese in ihrer Ausbildung von den männlichen Zwischenzellen abhängig ist. Es ist nicht ausgeschlossen, dass vielleicht auch die periodische Reifung der Eizellen mit der Wirkung der innersekretorischen Drüsenzellen in Zusammenhang steht. Es ist nicht ausgeschlossen, dass diese Zellen die Führung bei der periodisch wiederkehrenden Ovulation haben[1], dass ihr Rhythmus, wenn man so sagen darf, den Rhythmus der Ovulation beim Menschen bestimmt. Dem widerspricht nicht die Tatsache, dass der weitere Verlauf der Erscheinungen davon abhängt, ob der vergrösserte Follikel zur Berstung gelangt oder nicht und ob eine Befruchtung erfolgt ist oder nicht. Denn die Berstung des Follikels oder die Nidation des Eies in der Uterusschleimhaut wirken wieder von sich aus auf das Zellenmaterial des Follikels zurück.

Die Annahme, dass die periodisch wiederkehrende Ovulation bedingt wird durch rhythmische Schwankungen in der Tätigkeit einer inneren Drüse, erleichtert uns die Erklärung der mannigfaltigen pathologischen Störungen der Menstruation. Wenn wir annehmen, dass ein Rhythmus in der Tätigkeit einer inneren Drüse den Rhythmus der Ovulation bestimmt, so ist klar, dass durch veränderte nervöse und zirkulatorische Zustände mannigfaltige Störungen der Menstruation auf dem Umwege über diese Drüse zustande kommen werden.

6. Die Phasen der weiblichen Pubertät.

Zwischen den Vorgängen, die sich im Genitalapparat und in der Brustdrüse während der Geschlechtsreife oder zur Pubertätszeit abspielen, auf der einen Seite, und den Schwangerschaftsveränderungen in diesen Organen, auf der anderen Seite, wird häufig eine strenge Grenzlinie gezogen. Massgebend ist dabei nicht nur der Umstand, dass die Veränderungen, die diese Organe während der Pubertät erfahren, und ihre Schwangerschaftsveränderungen auf den ersten Blick ziemlich verschieden erscheinen, sondern auch die Vermutung, dass erst die Nidation des Eies, die Plazenta und der Fœtus die Schwangerschaftsveränderungen auslösen. Die zahlreichen Ver-

[1]) Aehnlich äussert sich Biedl, l. c. II. B., p. 338.

suche, die darauf gerichtet waren, eine Abhängigkeit der Schwangerschaftsveränderungen von den Wirkungen der Plazenta und des Fœtus zu erweisen, haben bisher zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt. Im Gegenteil: wie wir oben erwähnt haben, ist es Steinach und Holzknecht gelungen, durch Röntgenbestrahlung eine Hypertrophie der interstitiellen Drüse zu erzielen, wobei Uterus und Brustdrüsen bei jungfräulichen Weibchen einem Zustand zugeführt wurden, wie er für die Schwangerschaft charakteristisch ist. Wir haben ferner die Versuche von Steinach und Athias erwähnt, in denen Ovarien in männliche Kastraten implantiert wurden, wobei es ebenfalls zu einer Hypertrophie der interstitiellen Drüse kommt, und wobei die rudimentäre Anlage der Brustdrüse sich so weit entwickelt, dass schliesslich der für die Schwangerschaft charakteristische Zustand erreicht wird. Es ist darum nicht möglich, eine rigorose Trennung von Pubertätsvorgängen und Schwangerschaftsveränderungen vorzunehmen, und man muss mit Steinach annehmen, dass der verschiedene Entwicklungsgrad, den die innersekretorische Drüse des Ovariums erreicht, daran schuld ist, dass der Fortpflanzungsapparat und die Brustdrüse das eine Mal nur in jenen Zustand versetzt werden, wie er beim normalen jungfräulichen Weibchen vorhanden ist, das andere Mal auf die für die Schwangerschaft charakteristische Höhe gehoben werden. Es liegt auch, wie wir gesehen haben, kein Grund vor, das Corpus luteum graviditatis qualitativ anders aufzufassen als die Corpora lutea, wie sie bei der periodischen Ovulation gebildet werden. Sowohl das Corpus luteum menstruationis, als das Corpus luteum graviditatis liefern Luteinzellen, deren Zahl im letzteren Falle nur grösser ist. Mit der Nidation des Eies kommen augenscheinlich Faktoren hinzu, welche dahin wirken, dass das Corpus luteum länger bestehen bleibt und sich stärker entwickelt als bei der Menstruation. Wir haben auch die Tatsache kennen gelernt, dass die prämenstruellen Veränderungen in der Uterusschleimhaut den Schleimhautveränderungen zu Beginn der Schwangerschaft gleichen. Nach alledem tut man den Tatsachen keinen Zwang an, wenn man die Veränderungen, welche der weibliche

Organismus während der Schwangerschaft erfährt, in eine Reihe mit den Vorgängen bringt, mit denen der jugendliche Organismus in die Geschlechtsreife oder in die Pubertät eintritt. Jede folgende Menstruation ist nur eine Wiederkehr der Pubertätsvorgänge und jede Schwangerschaft ist nur eine Wiederkehr der Pubertät in verstärkter Form. Und wenn wir das erste Corpus luteum menstruationis als eine Pubertätsdrüse im engeren Sinne betrachten, so sind wir berechtigt, jedes folgende Corpus luteum menstruationis und jedes Corpus luteum graviditatis als einen Ausläufer der Pubertätsdrüse aufzufassen.

Wie sich die Menstruations-, Brunst- und Schwangerschaftsveränderungen zu den Vorgängen in der Pubertätszeit im engeren Sinne in Beziehung setzen lassen, so auch die Entwicklungsvorgänge, die der Geschlechtsreife vorausgehen. Die Pubertätszeit im engeren Sinne bringt ja nichts prinzipiell Neues. Was sich bisher in einem langsamen Tempo abgespielt hat, das erfährt jetzt eine ausserordentliche Beschleunigung: Brustdrüsen und Uterus bleiben nicht bis zur beginnenden Geschlechtsreife auf derselben Stufe der Entwicklung stehen wie gleich nach der Geburt. Und auch das erste Corpus luteum ist nichts prinzipiell Neues. Wir haben uns überzeugt, dass die interstitielle Drüse, die Masse der atresierenden Follikel, wie sie beim Menschen und bei den Säugetieren vorkommt, dem Corpus luteum in qualitativer Hinsicht physiologisch gleichwertig ist. Wie das erste und die folgenden Corpora lutea menstruationis und ebenso die Corpora lutea graviditatis als Teile der Pubertätsdrüse aufgefasst werden können, so auch die interstitielle Drüse, wie sie vom ersten Tage nach der Geburt bis zum Eintritt in die Geschlechtsreife im Ovarium vorhanden ist.

Es erscheint nach alledem zweckmässig, den ganzen innersekretorischen Apparat des Ovariums, in welcher speziellen Form er uns auch entgegentreten mag, als Pubertätsdrüse zusammenzufassen. Die mannigfaltigen Wandlungen und Rhythmen, welche Mensch und Tier in der Gestaltung ihrer somatischen Geschlechtsmerkmale und in ihrem Sexualleben erfahren, können auf-

gefasst werden als Wandlungen, Rhythmen oder Phasen der Pubertät, die bedingt sind durch Wandlungen, Rhythmen oder Phasen in der Entwicklung ihrer Pubertätsdrüse. Diejenigen Organe, welche eine genügende Plastizität besitzen, wie das zentrale Nervensystem, oder ihre jugendliche Wachstumsintensität sehr lange behalten, wie der Uterus und die Brustdrüsen, werden auch im späteren Alter auf alle Schwankungen in der Menge des in den Kreislauf gelangenden inneren Sekrets reagieren können. Im weiblichen Organismus spielen diese Schwankungen eine viel grössere Rolle als im männlichen. Auch wenn beim männlichen Geschlecht eine Brunst vorkommen kann, so fällt hier jedoch der hohe Gipfelpunkt weg, den die Brunst beim weiblichen Geschlecht in der Schwangerschaft erreicht.

Beim männlichen Geschlecht glaubten wir zwei grosse Phasen der Pubertät unterscheiden zu müssen, die sich durch zwei Gipfelpunkte in der Ausbildung der Leydig'schen Zellen oder der Pubertätsdrüse kennzeichnen lassen. Diese Auffassung fanden wir im Einklang auch mit der Annahme einer asexuellen Embryonalform, die während der intrauterinen Entwicklung in männlicher Richtung umgebogen werden muss. Der zweiten grossen Phase der Pubertät beim männlichen Geschlecht entspricht eine solche auch beim weiblichen: es ist die Pubertätszeit im engeren Sinne, wo Uterus, Brustdrüsen und psycho-sexuelles Verhalten ihre jungfräuliche Ausbildung erreichen, die Vorstufe, die zum eigentlichen Gipfelpunkt der weiblichen Pubertät hinaufführt, zur Schwangerschaft. Dieser Phase der Pubertät entspricht das erste Corpus luteum menstruationis, vielleicht auch eine Vermehrung der atresierenden Follikel um die Zeit der Geschlechtsreife, worüber, wie wir oben gesehen haben (vgl. S. 194 u. 197), die Meinungen der Autoren noch auseinandergehen. Ist nun beim weiblichen Geschlecht auch eine Phase vorhanden, die der ersten grossen Phase des männlichen Geschlechts entsprechen würde? Wie beim männlichen Geschlecht, so könnten wir auch hier diese Frage nur beantworten auf Grund einer Kenntnis über die Ausdehnung, welche die weibliche Pubertätsdrüse während des embryonalen Lebens besitzt. Aber unsere Kenntnis ist in dieser Beziehung

noch sehr wenig fortgeschritten. Herrscht ja auch noch keine Einhelligkeit in der Frage, welch eine Ausdehnung der Apparat der atresierenden Follikel zu den verschiedenen Zeitpunkten der extrauterinen Entwicklung besitzt. Nach Wallart, Seitz, Aschner [1]) u. a. kann man im fünften Embryonalmonat die erste Entstehung der interstitiellen Eierstocksdrüse beobachten, indem sich schon um diese Zeit die Erscheinungen der Follikelatresie nachweisen lassen. Es wäre aber noch genauer zu untersuchen, welch eine Ausdehnung die Follikelatresie während der Embryonalzeit in der Regel annimmt. Es ist auch möglich, dass die Pubertätsdrüsenzellen des embryonalen Ovariums auch noch anderen Ursprungs sind. Lacassagne [2]) glaubt gefunden zu haben, dass beim Kaninchen die epitheloiden Zellen der interstitiellen Drüse auch aus Stromazellen entstehen können. Es ist darum nicht ausgeschlossen, dass während der frühen embryonalen Entwicklung Stromazellen sich in epitheloide Pubertätsdrüsenzellen umwandeln und dass die Theca interna der Follikel erst etwas später die Vorzugsstelle für die Bildung von Pubertätsdrüsenzellen wird.

Aber es wäre auch denkbar, dass beim weiblichen Geschlecht ein Gipfelpunkt in der Ausbildung der Pubertätsdrüse, wie er der ersten grossen Phase der Pubertät beim männlichen Geschlecht entspräche, im embryonalen Leben nicht vorhanden ist. Dürfen wir vielleicht zugunsten einer solchen Auffassung die Tatsache deuten, dass die weibliche Körperform der kindlichen näher steht als die männliche (vgl. S. 23), so dass bei der Umbiegung der asexuellen Embryonalform nach der weiblichen Seite an die weibliche Pubertätsdrüse gewissermassen geringere Anforderungen gestellt würden, als an die männliche Pubertätsdrüse? Dürfen wir zugunsten der Annahme, dass beim weiblichen Geschlecht, im Gegensatz zum männlichen, ein embryonaler Gipfelpunkt in der Ausbildung der Pubertätsdrüse nicht vorhanden sei, vielleicht die Tatsache heranziehen, dass bei

[1]) Aschner, Ueber Morphologie und Funktion des Ovariums unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Archiv für Gynäkologie, B. 102, 1914. Vgl. S. 479.

[2]) Lacassagne, Etude histologique et physiologique des effets produits sur l'ovaire par les rayons X. Thèse méd. Lyon 1913. Vgl. p. 201.

der Zwillingsschwangerschaft des Rindes, wie wir im IX. Kapitel sehen werden, stets der weibliche Partner der Wirkung der männlichen Geschlechtsdrüse unterliegt, niemals aber der männliche Partner der Wirkung der weiblichen? Auf alle Fälle müssen wir uns klar darüber sein, dass die Phasen der Pubertät beim weiblichen Geschlecht anders verteilt sein können als beim männlichen. Zahlreiche neue Probleme erstehen hier vor uns.

* * *

Das Ergebnis unserer Betrachtungen über die weibliche Pubertätsdrüse lässt sich in den folgenden Sätzen zusammenfassen:

Bei den Säugetieren besteht die weibliche Pubertätsdrüse aus Zellen bindegewebigen oder epithelialen Ursprungs, sei es, dass die bindegewebigen epitheloiden Zellen der Theca interna atresierender Follikel, sei es, dass die epithelialen Zellen der Granulosa die Funktion von Pubertätsdrüsenzellen übernehmen.

Wahrscheinlich tritt bei vielen Arten, zu denen auch der Mensch gehört, nach einiger Zeit ein neuer Funktionswandel bei den Pubertätsdrüsenzellen ein, indem diese wieder zu gewöhnlichen Bindegewebszellen werden oder sich in Fasergewebe umwandeln. Wo das der Fall ist, erfolgen von einem bestimmten Alter an periodische Schübe frischer Pubertätsdrüsenzellen (Corpus luteum periodicum oder menstruationis), wobei auch diese Pubertätsdrüsenzellen nur eine beschränkte Zeit als solche bestehen.

Ist es bei der Ovulation zu einer Befruchtung und zu einer Nidation des Eies, also zu Schwangerschaft gekommen, so ist der Schub von Pubertätsdrüsenzellen besonders gross (Corpus luteum graviditatis).

Die Funktion dieser frischen Pubertätsdrüsenzellen hält jedoch nicht so lange an, als die

Schwangerschaft dauert: das Corpus luteum graviditatis erfährt eine narbige Umwandlung. Jetzt, etwa in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft, springen für die zugrunde gehenden Zellen des Corpus luteum augenscheinlich Pubertätsdrüsenzellen ein, welche aus der Theca interna, vielleicht auch der Granulosa von Follikeln stammen, die um diese Zeit in vermehrter Zahl atresieren.

Ist die Schwangerschaft zu Ende, so ist bald ein neues Corpus luteum reif, das die für die Menstruation oder für die Brunst charakteristische Neuproduktion von Pubertätsdrüsenzellen einleitet. Bei den Arten ohne periodische spontane Ovulation, wie Meerschweinchen, Ratte und Kaninchen, kommt es vielleicht erst bei der nächsten Konzeption oder starken sexuellen Erregung zu einer Neuproduktion von Pubertätsdrüsenzellen.

Nicht alle einzelnen Teile in diesem grossen Zusammenhang sind in gleicher Weise gut fundiert. Für die vergleichend-physiologische Forschung gibt es hier noch eine ganze Menge anregender Arbeit.

B. Zur Frage über die weibliche Pubertätsdrüse bei Vögeln.

Von grossem Interesse wäre es, die Frage zu untersuchen, ob auch bei anderen Wirbeltieren Zellen im Ovarium vorhanden sind, die man als Pubertätsdrüsenzellen ansprechen könnte. Wir müssen uns diese Frage umso eher stellen, als sich auch bei anderen Wirbeltieren Zellen im Ovarium finden, die den Luteinzellen und interstitiellen Zellen des Säugetierovariums ähnlich sind, wie namentlich Pearl und Boring für die Hühnervögel nachgewiesen haben[1].

Einen ersten Hinweis darauf, dass die Gestaltung der Geschlechts-

[1]) Boring and Pearl, Sex Studies IX: Interstitial cells in the reproductive organs of the chicken. Anatomical Record, Vol 13, 1917. — Pearl and Boring, Sex Studies X: The Corpus luteum in the ovary of the domestie fowl, American Jl. of Anatomy, Vol. 23, 1918. — In diesen Arbeiten findet man auch die Literatur.

merkmale bei weiblichen Vögeln nicht von dem generativen Teil des Ovariums abhängig ist, geben einige Beobachtungen von Goodale[1]). Wir haben schon mehrfach der Versuche gedacht, die Goodale an Hähnen und Hennen ausgeführt hat. Wir haben gehört, dass die früh kastrierte Henne das Gefieder und die Sporen des Hahnes erwirbt. Nun hat aber Goodale die Beobachtung gemacht, dass bei manchen kastrierten Hennen, die das männliche Federkleid besitzen, dieses wieder weiblichen Charakter annehmen kann, um später wiederum nach der männlichen Seite umzuschlagen. Goodale erwähnt sechs Versuchstiere, bei denen er, nachdem schon das männliche Federkleid und die Sporen zur Ausbildung gelangt waren, die weiteren Verwandlungen des Federkleides beobachten konnte. Man wird zunächst versucht sein, die Rückverwandlung des Federkleides in weiblicher Richtung durch eine Regeneration von unbeabsichtigt zurückgelassenem Ovarialgewebe zu erklären. In vielen Fällen trifft das auch zu. Goodale hat sich aber davon überzeugen können, dass in einigen von ihm untersuchten Fällen eine Regeneration von Ovarialgewebe nicht stattgefunden hatte: es fand sich keine Spur von ovariellem Gewebe. Es war jedoch bei den betreffenden Tieren ein eigentümliches Organ zur Entwicklung gekommen, das sich an der Stelle des exstirpierten Ovariums befand. Da die Tiere weiter beobachtet werden sollten, konnte von dem Organ bei jedem der sechs Tiere nur eine Probe zur histologischen Untersuchung entnommen werden. Bei dieser zunächst noch unvollständigen Untersuchung hat sich ergeben, dass dieses Organ dem Gebilde ähnlich ist, das man zuweilen bei Hennen und Enten auf der rechten Seite an derjenigen Stelle findet, an der auf der linken Seite das Ovarium liegt. Ob ein Zusammenhang zwischen diesem rechtsseitigen Gebilde und dem neuen Organ der kastrierten Hennen bestand, lässt sich einstweilen nicht mit Sicherheit sagen. Es wäre aber möglich, dass das auf der rechten Seite vorhandene Rudiment des Ovariums[2]) in Wucherung gerät,

[1]) Goodale, Further developments in ovariotomized fowl. Biological Bulletin, Vol. 30, 1916.

[2]) Bei den Vögeln kommen die Geschlechtsorgane nur auf der linken Seite zur Ausbildung, während die Anlage auf der rechten Seite verkümmert.

wenn das linksseitige Ovarium exstirpiert wird. Das würde den Beobachtungen entsprechen, die man nach einseitiger Hodenexstirpation und gleichzeitiger Unterbindung des Vas deferens des zurückgebliebenen Hodens gemacht hat: es tritt, wie wir gesehen haben (vgl. S. 134), eine Hypertrophie des Zwischengewebes ein. Das Organ, das Goodale bei kastrierten Hennen auf der linken Seite gefunden hat, wäre dann vielleicht, wie Goodale selbst erwähnt, ein Abkömmling des rechtsseitigen Rudiments. Es wäre auch denkbar, dass das Organ aus einem geringfügigen Rest des exstirpierten linksseitigen Ovarialgewebes entsteht, indem vielleicht das widerstandsfähigere Zwischengewebe dieses Restes in Wucherung gerät. Diese Annahme hat aber auch ihre Schwierigkeiten, denn bei kastrierten weiblichen Enten, die denselben Wechsel zwischen männlichem und weiblichem Gefieder zeigten, fand sich — vielleicht mit einer Ausnahme — das Organ nicht.

Ueberblickt man die Befunde von Goodale, so könnte man daran denken, dass hier ein Wechsel in der Intensität der Pubertätsdrüsenwirkung vorliegt. Das weibliche Gefieder, das, wie wir oben gesehen haben, als eine Hemmungswirkung der weiblichen Pubertätsdrüse aufgefasst werden muss, kommt und geht — Schwankungen in der Wirkung der weiblichen Pubertätsdrüse entsprechend[1]).

Eine eingehende Bearbeitung hat das Problem der weiblichen Pubertätsdrüse bei den Hühnervögeln in neuen Untersuchungen von Pearl und Boring[2]) erfahren. Nach Pearl und Boring geht hier bei der Obliteration der Follikel die Granulosa vollständig zugrunde, während die Theca interna in Wucherung gerät und die interstitiellen Zellen liefert. Aus der Theca interna gehen nach Pearl und Boring auch die Luteinzellen hervor, die von den interstitiellen Zellen deutlich zu unterscheiden sind. Die Luteinzellen sind etwa dreimal so gross als die interstitiellen Zellen; ihr Protoplasma ist hell und vakuolisiert und enthält im Gegensatz zu den

[1]) Goodale, l. c. S. 292.

[2]) Vgl. die oben zitierten Arbeiten von Bearl und Boring, namentlich aber Boring and Pearl, Sex Studies XI: Hermaphrodite birds. Il. of Experim. Zool., Vol. 25, 1918.

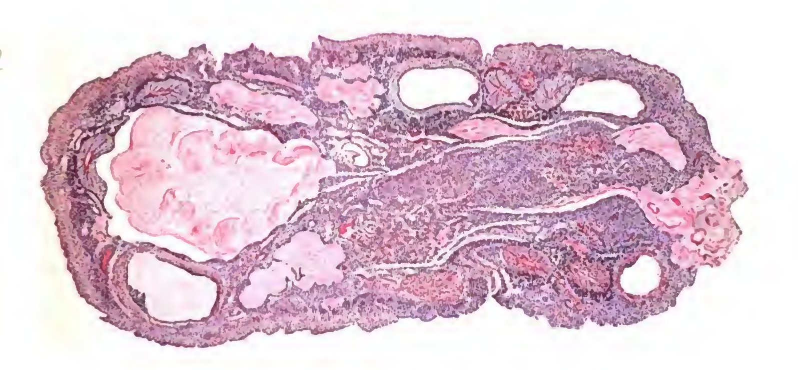
interstitiellen Zellen keine Granula. Man sieht die Luteinzellen in Nestern in der Masse der bindegewebigen Zellen der Theca interna oder der interstitiellen Zellen liegen. Die grossen hellen Zellen enthalten, wenn die Follikelatresie sich vollzogen hat, ein gelbliches Pigment, warum diese Zellen von den Autoren eben als Luteinzellen betrachtet werden. Genau in derselben Weise, wie die atretischen Follikel, bildet sich nach Pearl und Boring bei der Henne auch das Corpus luteum. Auch die Luteinzellen des Corpus luteum entstehen hier aus der Theca interna. Der atretische Follikel und das Corpus luteum sind bei der Henne identische Gebilde, wie Pearl und Boring sagen [1]). Die Autoren haben nun eine Anzahl von Hennen untersucht, die gleichzeitig männliche und weibliche Merkmale aufwiesen, und sie sind der Frage nachgegangen, inwiefern man in jedem einzelnen Fall die Abweichungen im Verhalten der Geschlechtsmerkmale aus dem Verhalten der Geschlechtsdrüse erklären könnte. Auf Grund einer eingehenden Analyse eines jeden einzelnen Falles sind Pearl und Boring zum Schluss gekommen, dass die Luteinzellen in einer ganz bestimmten Korrelation mit den äusseren weiblichen Geschlechtsmerkmalen stehen: die Menge der Luteinzellen entspricht dem Grad der Ausbildung der äusseren weiblichen Geschlechtsmerkmale. Die Menge der interstitiellen Zellen dagegen entsprach nicht dem jeweiligen Zustand der äusseren Geschlechtsmerkmale [2]).

In transplantierten Ovarien kommt es beim Huhn, wie manche Befunde von Goodale und Pézard zeigen, augenscheinlich nicht so schnell oder überhaupt nicht zu einer vermehrten Obliteration der Follikel wie beim Säugetier. Weitere Transplantationsversuche sind nötig, um diese Frage systematisch zu verfolgen.

[1]) „They are practically indentical in the hen." Pearl and Boring, Sex Studies X. l. c. S. 15.

[2]) Die Arbeiten von Pearl und Boring wurden mir erst bei der Korrektur zugänglich, und ich muss mich darum auf diese kurzen Angaben beschränken. Die zuletzt genannte Arbeit von Boring und Pearl ist für das Problem der Pubertätsdrüse in vielfacher Beziehung von grossem Interesse.





Erklärung der Tafel.

Obere Figur (zu S. 229): Senkrechter Schnitt durch das Ovarium des Felsenkänguruh. (Vergrösserung Leitz Obj. 3, Ok. 2.) Eierstocksrinde. Auf der rechten Seite — halbes Corpus luteum; auf der linken Seite — interstitielle Zellen. Nach Fraenkel.

Untere Figur (zu S. 203): Schnitt durch den ganzen Eierstock einer Wöchnerin. Lupenvergrösserung. Man sieht oben drei atretische Follikel, unten rechts zwei und links einen. Die Follikel unterscheiden sich von dem interstitiellen Gewebe der verschiedenen Säugetiere nur insofern, als sie nicht miteinander konfluieren und von geringerer Ausdehnung sind. Vgl. hierzu Abb. 70. Nach einem Präparat von Wallart, aus Fraenkel.

VI. Kapitel.

Die geschlechtsspezifische Wirkung der Pubertätsdrüse.

„Qu'est-ce donc qu'une bonne expérience? C'est celle qui nous fait connaître autre chose qu'un fait isolé; c'est celle qui nous permet de prévoir, c'est-à-dire celle qui nous permet de généraliser." [1])

H. Poincaré.

In allen unseren bisherigen Betrachtungen sind wir einer bedeutungsvollen Frage aus dem Wege gegangen, der Frage nach der geschlechtsspezifischen Wirkung der Pubertätsdrüse: ist die gestaltende und erhaltende Wirkung der männlichen Pubertätsdrüse von derjenigen der weiblichen verschieden oder ist sie ihr gleich? Allerdings haben wir stillschweigend die Annahme gemacht, dass die Pubertätsdrüsen geschlechtsspezifisch wirken, indem wir schon auf Grund der Kastrationsversuche auf die Wahrscheinlichkeit hinwiesen, dass ein während der Embryonalzeit asexuelles Soma erst durch die zur Differenzierung gelangte Geschlechtsdrüse dem sexuellen Habitus zugeführt wird. Aber wir sind einstweilen noch nicht einem sicheren Beweis dafür begegnet, dass die Pubertätsdrüsen eine geschlechtsspezifische Wirkung ausüben können. Unsere stillschweigend gemachte Annahme über die geschlechtsspezifische Wirkung der Pubertätsdrüse bedarf darum noch einer näheren Begründung.

Der Frage, ob die Pubertätsdrüse geschlechtsspezifisch wirkt, ist man sowohl mit Injektionsversuchen am Frosch, als mit Transplan-

[1]) „Was ist denn ein gutes Experiment? Es ist ein solches, welches uns etwas anderes als eine isolierte Tatsache erkennen lässt; es ist ein solches, welches uns voraussehen lässt, d. h. ein solches, welches uns erlaubt zu verallgemeinern." (Uebersetzt von F. und L. Lindemann.)

tationsversuchen am Säugetier und an Hühnervögeln nachgegangen. Mit diesen Versuchen werden wir uns in dem vorliegenden Kapitel eingehender zu beschäftigen haben. Dagegen wird die Frage über das Substrat der Pubertätsdrüse in diesem Kapitel nur gelegentlich gestreift, nachdem sie in den zwei vorausgegangenen Kapiteln ausführlich erörtert worden ist. In den folgenden Betrachtungen wird stets vorausgesetzt, dass in der Geschlechtsdrüse der Säugetiere eine besondere Pubertätsdrüse das innersekretorisch wirksame Element ist.

A. Versuche am Frosch.

Steinach[1]) injizierte kastrierten Froschmännchen zerriebene Ovarien aus brünstigen Weibchen. Ebenso wie durch Injektion von Hodensubstanz wird auch durch Injektion von Ovarialsubstanz der Umklammerungsreflex auslösbar gemacht. Jedoch wird der Reflex nach Injektion von Ovarialsubstanz nicht so gut auslösbar, und der Versuch gelingt auch nicht so regelmässig, wie bei Injektion von Hodensubstanz. Auch Harms[2]) und Meisenheimer[3]) haben gefunden, dass der Umklammerungsreflex bei kastrierten Froschmännchen nach Injektion von Ovarialsubstanz wieder auslösbar wird. Auf Grund dieser Versuche dürfen wir vermuten, dass auch in der weiblichen Geschlechtsdrüse Stoffe gebildet werden, welche die Erscheinungen der Brunst beim Männchen anregen können.

Meisenheimer hat auch das Verhalten der Daumenschwielen bei Zufuhr von Ovarialsubstanz eingehend verfolgt, wobei die Ovarien dem männlichen Kastraten in den Rückenlymphsack gelegt wurden. Meisenheimer konnte feststellen, dass das Wachstum der Daumenschwielen durch Ovarialsubstanz gefördert wird. Es wird eine Wucherung des Epithels und der Drüsen ausgelöst. Die Daumenschwielen

[1]) Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Zentralbl. f. Physiologie, B. 24, 1910.

[2]) Harms, Hoden- und Ovarialinjektionen bei Rana-fusca-Kastraten. Pflügers Archiv, B. 133, 1910.

[3]) Meisenheimer, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. II. Jena 1912.

des mit Ovarialsubstanz behandelten Kastraten (Abb. 92) sind ohne weiteres von denjenigen des unbehandelten Kastraten zu unterscheiden (vgl. Abb. 35, S. 66). Aber es besteht auch ein deutlicher

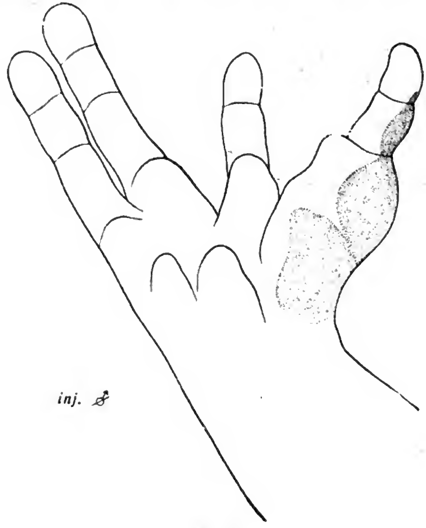


Abb. 92.
Daumenschwiele eines kastrierten männlichen Frosches, dem Ovarialsubstanz in den Rückenlymphsack eingeführt wurde. Es ist eine Anschwellung des Daumens vorhanden; das Epithel ist in Wucherung geraten. Der Zustand ist von demjenigen beim Kastraten (Abb. 35) deutlich zu unterscheiden. Die Wucherung des Epithels ist jedoch nicht so stark ausgesprochen wie bei einem Kastraten, dem Hodensubstanz einverleibt wurde (vgl. Abb. 48). Nach Meisenheimer.

Unterschied zwischen einem mit Ovarialsubstanz behandelten Kastraten und einem mit Hodensubstanz behandelten, wie namentlich die histologische Untersuchung ergeben hat. Die Wucherung der Epidermis ist bei dem ersteren nicht so ausgesprochen wie bei dem mit Hodensubstanz behandelten Tier, die Epithelhöcker sind viel

weniger zahlreich, die Oberfläche der Schwiele bleibt im allgemeinen glatt (vgl. Abb. 92 u. Abb. 48 auf S. 112). Mit Bezug auf das Verhalten der Epidermis steht also das mit Ovarialsubstanz behandelte Tier zwischen einem Kastraten und einem mit Hodensubstanz behandelten Tier. Besonders deutlich war die fördernde Wirkung der Ovarien auf die Drüsen: ihre Zahl war gegenüber derjenigen beim Kastraten stark vermehrt. Der Befund von Meisenheimer drängt zum Schluss, dass die für die Brunst charakteristischen Veränderungen an den Daumenschwielen in gleicher Weise durch Hodensubstanz, wie durch Ovarialsubstanz hervorgerufen werden können, wenn auch die Wirkung des Ovariums an Stärke hinter derjenigen des Hodens zurücksteht.

Die bis jetzt vorliegenden Versuche am Frosch können nach alledem nicht als Beweis für eine geschlechtsspezifische Wirkung der Geschlechtsdrüsen gelten, wenn sie auch auf der anderen Seite nicht als Beweis gegen eine solche Wirkung verwertet werden dürfen. Meisenheimer hat aus diesen Versuchen sogar den allgemeinen Schluss gezogen, dass die Wirkung der Geschlechtsdrüsen überhaupt, auch bei den Säugetieren, nicht geschlechtsspezifischer Natur sei. Dass dieser Schluss jedoch nicht zulässig ist, geht aus den folgenden Abschnitten dieses Kapitels hervor.

B. Versuche zur Umstimmung der Geschlechtsmerkmale.

Versuche, den Organismus durch Implantation einer andersgeschlechtlichen Drüse zu beeinflussen, sind von verschiedenen Autoren ausgeführt worden, so von Hunter im Jahre 1780, in jüngerer Zeit von Foges, Meisenheimer und Bucura. Zahlreiche Autoren haben Transplantationen von Hoden und Ovarien auf den andersgeschlechtlichen Organismus vorgenommen, um das Verhalten der transplantierten Geschlechtsdrüse zu verfolgen. Aber erst Steinach hat die Frage nach der spezifischen Wirkung der männlichen und der weiblichen Geschlechtsdrüse in systematisch durchgeführten Versuchen durch das Mittel der „gekreuzten Transplantation“ [1]) zu lösen

[1]) Der Ausdruck „gekreuzte Transplantation“ stammt von Caullery Les problèmes de la sexualité. Paris 1913. p. 113. — Der Ausdruck „geschlechtsspezifisch“ wurde von mir eingeführt. Vgl. Lipschütz, Steinachs Forschungen über Feminierung und Maskulierung. „Umschau“ 1914. S. 408.

versucht; diesen Transplantationsversuchen von Steinach verdanken wir den sicheren experimentellen Nachweis der geschlechtsspezifischen Wirkung der Pubertätsdrüse.

Steinach[1]) ging in seinen Versuchen von folgenden Erwägungen aus. Wenn die Wirkungen der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüse gleich sind, dann müssten kastrierte jugendliche Männchen sich auch dann zur Männlichkeit entwickeln, wenn man ihnen nicht Hoden, sondern Eierstöcke implantiert. Wenn aber die Wirkungen der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüse verschieden sind, dann müssten bei der erfolgreichen Implantation eines Eierstockes in ein kastriertes jugendliches Männchen in diesem nicht die männlichen, sondern die weiblichen Geschlechtsmerkmale zur Entwicklung gelangen, und bei der Verpflanzung eines Hodens in den Körper eines kastrierten Weibchens müsste dieses nicht die weiblichen, sondern die männlichen Geschlechtsmerkmale bekommen. Es müsste, wenn die Wirkung der Pubertätsdrüsen geschlechtsspezifisch ist, gelingen, die Geschlechtsmerkmale eines kastrierten Tieres willkürlich zu bestimmen durch die Geschlechtsdrüse, die man in seinen Körper verpflanzt; es müsste, mit anderen Worten, möglich sein, ein kastriertes Männchen durch Implantation von Eierstöcken zu „feminieren" und ein kastriertes Weibchen durch Implantation von Hoden zu „maskulieren". Wie wir sehen werden, trifft diese letztere Annahme zu. Steinach hat die feminierende Wirkung des Ovariums und die maskulierende Wirkung des Hodens an Ratten und Meerschweinchen demonstriert. Alle Autoren, welche die Versuche von Steinach nachgeprüft haben, konnten seine Befunde bestätigen, so Brandes am Damhirsch, Athias am Meerschweinchen, Goodale am Hahn und am Erpel, Pézard am Hahn, Sand an der Ratte und am Meerschweinchen, Steinach und Lichtenstern am Menschen.

---

[1]) Steinach, Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Archiv, B. 144, 1912.

1. Versuche an Säugetieren.

Bei der Darstellung der Versuchsergebnisse werden wir uns vor allem auf die Arbeiten von Steinach stützen, die ja den Ausgangspunkt für alle weiteren Untersuchungen auf diesem Gebiete bildeten, und wir werden dabei ergänzend die Beobachtungen erwähnen, die Brandes, Athias, Sand und ich gemacht haben. Auf die am Menschen erhobenen Befunde kommen wir erst im IX. Kapitel zurück.

a) Die Feminierung.

Die Implantation von Ovarien wurde von Steinach bei Ratten im Alter von 3 bis 4 Wochen, bei Meerschweinchen im Alter von 2 bis 3 Wochen ausgeführt. In einer Reihe von Versuchen an Ratten wurden die Ovarien auf die peritoneale Fläche der Bauchmuskulatur transplantiert, in einer anderen Reihe von Versuchen an Ratten und Meerschweinchen auf die äussere Fläche der Bauchmuskulatur. Die Transplantate heilen nur dann an, wenn der Transplantation die Kastration des Tieres vorausgegangen ist[1]). Das Organ wurde auf eine Wundfläche verpflanzt, die durch Ritzung des peritonealen Ueberzugs bezw. der Muskulatur hervorgerufen wird. Dieses Verfahren, das wahrscheinlich eine Hyperämie und eine bessere Vaskularisierung des Transplantates bedingt, hat sich in den Versuchen von Steinach gut bewährt. Um eine bessere Vaskularisierung des Transplantats zu erzielen, hat Sand[2]) das Organ „punktiert“, indem er mit der Spitze einer sehr feinen Nadel die Albuginea an vielen Stellen durchbohrte. Auf diese Weise wird wohl, wie Sand annimmt, der Widerstand überwunden, den die relativ dicke Albuginea dem Hineinwachsen von Blutgefässen aus der Unterlage entgegenbringt. Aber trotz aller dieser Massnahmen heilten die Transplantate sowohl in den Versuchen von Steinach, als in denjenigen von Sand nicht immer an; die Zahl der misslungenen Transplantationen war grösser als die Zahl der gelungenen. Augenscheinlich gehen vom männlichen Organismus Einflüsse auf das

[1]) Wir werden uns später eingehender mit diesem Antagonismus der Geschlechtsdrüsen zu befassen haben.

[2]) Sand, Experimentelle Studier over Kœnskarakterer hos Pattedyr. Kopenhagen, 1918. Vgl. S. 81 u. 131.

implantierte Ovarium aus, die dieses schädigen. Sand schob zwischen Kastration und Implantation eine „Kastrationspause" von 1 bis 5 Wochen ein, um die Tiere gewissermassen in einen mehr indifferenten Zustand zu versetzen. Die Aussichten wurden jedoch dadurch, wie aus seinen Versuchsergebnissen hervorgeht, nicht verbessert. Die subkutane Transplantation auf die äussere Fläche der Bauchmuskeln hat vor der peritonealen den Vorzug, dass sich hier das weitere Schicksal des Transplantats leicht durch die äussere Betrachtung und Betastung verfolgen lässt. Ueber das histologische Verhalten des Transplantats haben wir ausführlich im vorigen Kapitel [1]) berichtet.

Wenn die transplantierten Ovarien im Körper des männlichen Kastraten anheilen und längere Zeit erhalten bleiben, so lassen sich folgende Wirkungen feststellen:

1. Die männlichen Geschlechtsorgane, wie Penis, Prostata und Samenblasen werden durch die implantierten Ovarien in ihrem Wachstum nicht gefördert;
2. Manche männliche Geschlechtsorgane, wie der Penis, werden durch die Ovarien in ihrem Wachstum gehemmt;
3. Die Brustdrüse, die beim normalen Männchen in rudimentärem Zustand vorhanden ist, wird zum Wachstum angeregt;
4. Das Körperwachstum wird in weibliche Bahnen gelenkt;
5. Das Nervensystem wird in weiblicher Richtung erotisiert;
6. Die niedrigere Körpertemperatur des normalen Männchens wird auf dieselbe Höhe gebracht wie beim normalen Weibchen.

Wir wollen uns nun mit diesen Befunden im Einzelnen befassen.

Im Abschnitt über die Folgen der Kastration ist schon darauf hingewiesen worden (vgl. S. 26), dass der Penis einer etwa 4 Wochen alten Ratte noch sehr unentwickelt ist. Die Schwellkörper sind noch nicht zur vollen Ausbildung gelangt, der Penis lässt sich aus der Vorhaut nicht vorstülpen. Die Prostata ist mit blossem Auge eben zu sehen, die Samenblasen sind um ein vielfaches kleiner als beim erwachsenen Tier. Beim Frühkastraten verändern sich diese Verhältnisse nur wenig: die Organe bleiben auf einer infantilen Ent-

[1]) Vergl. Kap. V, Abschnitt A, 4.

wicklungsstufe stehen, wenn der Penis auch bis zu einem gewissen Grade noch weiterwächst, so dass er auf eine Länge von etwa 3 mm aus der Vorhaut vorgestülpt werden kann. Die Organe kommen aber zur vollen Ausbildung, wenn man dem Tier gleich nach der Kastration Hoden implantiert (vgl. S. 97). Bei der Implantation von Ovarien dagegen erfahren Penis, Prostata und Samenblase keine Förderung in ihrem Wachstum. Ja, noch mehr: ihr Wachstum wird gehemmt. Auch das beschränkte Wachstum des Penis, wie es beim Kastraten beobachtet wird, bleibt aus, wenn die implantierten Ovarien angeheilt sind. Der Penis ist bei der feminierten Ratte so kurz, dass er nicht vorgestülpt werden kann. Aehnlich liegen die Verhältnisse beim Meerschweinchen. Der Penis ist hier im Alter von 3 bis 4 Wochen schon weiter ausgebildet als bei der Ratte, und er erreicht, wie ich mich an den Versuchstieren von Steinach überzeugen konnte, beim kastrierten Meerschweinchen beinahe normale Breite und eine ziemliche Länge, die allerdings hinter derjenigen eines normalen Penis weit zurückbleibt. Auch der Penis zeigt beim feminierten Meerschweinchen noch ein deutliches Wachstum, das aber nicht so stark ist wie beim kastrierten Tier. An zwei ausgewachsenen feminierten Männchen, die Steinach vor einigen Jahren operiert hatte, fand ich den Penis deutlich kürzer und schmäler als beim Kastraten. Vergleicht man den Penis eines einfach kastrierten und eines feminierten Meerschweinchens, so sieht man sofort, dass das Wachstum des Penis beim feminierten Tier eine Hemmung erfahren hat.

Wenn zusammen mit den Ovarien auch der Uterus und die Tuben in den männlichen Körper transplantiert werden, so können Tuben und Uterus unter dem Einfluss des Ovariums auch im männlichen Körper wachsen. Aber nicht nur, dass die mitverpflanzten weiblichen Organe der fördernden Wirkung der Ovarien im männlichen Körper unterliegen; auch die rudimentären Anlagen des männlichen Körpers, wie Brustwarze und Brustdrüse, die beim Weibchen in ihrem Wachstum vom Ovarium gefördert werden, unterliegen im männlichen Organismus der fördernden Wirkung des Ovariums, um in eine Entwicklung gedrängt zu werden, die für das weibliche Geschlecht charakteristisch ist. Die Brustwarzen sind in den ersten

Lebenswochen in gleicher Weise beim männlichen und weiblichen Meerschweinchen unentwickelt. Etwa im dritten Monat beginnen beim Weibchen Brustwarzen und Brustdrüsen zu wachsen, um schliesslich jenen Grad der Ausbildung zu erreichen, wie er beim jungfräulichen Weibchen vorhanden ist (Abb. 93a und b). Dieser Entwicklung wird auch die Brustwarze und die Brustdrüse eines Männchens zugeführt, dem im Alter von 2 bis 3 Wochen Ovarien implantiert wurden. In den ersten 14 Tagen zeigt sich keine Reaktion an den Brüsten. Fast plötzlich tritt jedoch in der dritten Woche eine Wendung ein.

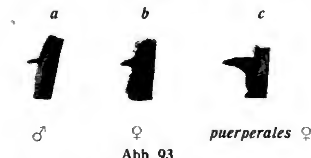


Abb. 93.
Länge der Zitzen beim Meerschweinchen. Zitze eines 4 Monate alten normalen Männchens (a), eines 4 Monate alten normalen Weibchens (b) und eines Weibchens im Puerperium (c). Nach Sand.

Die Haut des Warzenhofes wird rot und glänzend. Die Zitzen werden injiziert. In wenigen Wochen haben sich die männlichen Rudimente in wohlausgebildete weibliche Organe umgewandelt. Das Wachstum der Brustwarzen kann beim feminierten Männchen weit über das Stadium des jungfräulichen Weibchens hinausgehen. Die Brustwarzen erreichen eine Länge, Dicke und Röte, der Warzenhof nimmt einen Glanz an und wölbt sich in einer Weise vor, wie normalerweise nur beim trächtigen Weibchen[1]) (Abb. 93c, 94 und 95). Wie Brustwarzen und Warzenhof verhält sich auch die Drüse. Sie wird deutlich palpabel. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, dass aus dem männlichen Rudiment, das aus Ausführungsgängen ohne Endstücke besteht, eine wirkliche Drüse geworden ist. Der Aufbau derselben entspricht vollkommen der Mamma eines reifen Weibchens. Wie die Zitzen, können auch die Brustdrüsen einen Zustand erreichen, wie er beim trächtigen und säugenden Muttertier

[1]) Steinach, Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Zentralbl. f. Physiologie, B. 27, 1913.



♂ Abb. 94.
Bauchansicht eines normalen Männchens (Meerschweinchen). Man sieht die kleinen Zitzen. Nach einer noch nicht veröffentlichten Photographie von Steinach.



f ♂ Abb. 95.
Bauchansicht eines feminierten säugenden Männchens (Meerschweinchen). Man sieht die grossen erigierten Zitzen. Nach einer noch nicht veröffentlichten Photographie von Steinach.

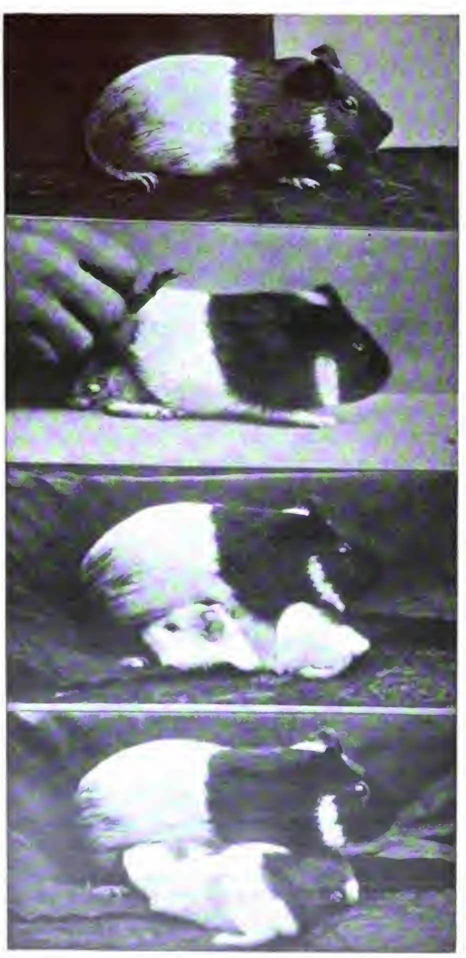
vorhanden ist. Die Brustdrüsen sezernieren zuweilen normale fettreiche Milch, die man mit den Fingern auspressen kann. Die Tiere werden dann von Jungen, die sich in einiger Entfernung von ihnen befinden, als Milchtiere aufgefasst und verfolgt. Die Tiere nehmen sich der Jungen an, säugen sie und zeigen bei diesem komplizierten physiologischen Akt ein Wohlgefallen, eine Geduld, Haltung und Aufmerksamkeit, wie das sonst nur bei normalen säugenden Weibchen zu beobachten ist[1]) (Abb. 96). Steinach[2]) weist darauf hin, dass die Ausbildung der Zitzen und Brustdrüsen beim feminierten Männchen derjenigen einer Primipara entspricht. Während aber die Milchsekretion bei der Primipara erlischt, um ohne neuerliche Schwangerschaft dauernd zu sistieren, kehrt sie beim feminierten Männchen periodisch wieder und kann bei mehr oder weniger regelmässigen Pausen längere Zeit erhalten bleiben.

Athias und Sand haben die Befunde von Steinach bestätigt[3]). Athias kastrierte männliche Meerschweinchen im Alter von 14 bis 16 Tagen und implantierte ihnen Ovarien von Weibchen verschiedenen Alters. Die Brustdrüsen entwickelten sich mehr oder weniger schnell. Während die Brustwarzen beim normalen Tier eine Länge von 1 bis 2 mm haben, erreichten sie bei den feminierten Tieren eine Länge von 7,5 mm. Ihre Form wird konisch, da sie an der Basis breiter werden. Sie waren von einem deutlichen, etwas vorgewölbten Warzenhof umgeben. Nach einiger Zeit kam es zu reichlicher Milchsekretion. Auch in einem Versuch von Sand kam es zu einer weitgehenden Hypertrophie der Zitzen und Brustdrüsen, wenn auch die Hypertrophie nicht bis zur Milchsekretion gedieh, wie in den Versuchen von Steinach und Athias; das ist wohl, wie Sand hervorhebt, auf den Zufall zurückzuführen, dass in seinem Versuch, nachdem er das eine gut erhaltene Ovarium exstirpiert hatte, das andere Transplantat bald darauf degenerierte.

[1]) Steinach, Feminierung und Maskulierung, l. c.

[2]) Steinach und Holzknecht, Erhöhte Wirkungen der inneren Sekretion bei Hypertrophie der Pubertätsdrüsen. Arch. f. Entwicklungsmechanik, B. 42, 1916.

[3]) Athias, L'activité sécrétoire de la glande mammaire hyperplasée, chez le cobaye mâle châtré, consécutivement à la greffe de l'ovaire. C. r. Soc. Biol. 1915, p. 410. — Sand, l. c. S. 140 u. 141.



a
Feminiertes Männchen.

b
Demonstration des Penis beim feminierten Männchen.

c
Ein Junges wird vom feminierten Männchen gesäugt.

d
Zwei Junge werden vom feminierten Männchen gesäugt.

Abb. 96. Säugung von Jungen durch ein feminiertes Männchen (Meerschweinchen). Photographie. Nach Steinach.

Steinachs Befunde an der Brustdrüse sind auch von Brandes in einem Feminierungsversuch am Damhirsch bestätigt worden[1]. Beim feminierten Damhirsch fehlte auch jeder Geweihansatz; von dem Adamsapfel war keine Spur zu sehen.

Die beschriebenen Folgen der Implantation von Ovarien in den Organismus des Männchens zeigen uns mit aller Deutlichkeit, dass die Wirkungen der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüse verschieden sind. Ihre Wirkungen sind geschlechtsspezifisch, sie modeln den Organismus in der für das Geschlecht charakteristischen Weise. Durch die Wirkung der weiblichen Pubertätsdrüse im jugendlichen männlichen Organismus, der seiner männlichen Pubertätsdrüse beraubt ist, findet eine Feminierung des Männchens statt.

Die mikroskopische Untersuchung der auf Männchen transplantierten Ovarien zeigt, dass diejenigen Elemente, die wir als Pubertätsdrüsenzellen anzusprechen haben, im Transplantat vermehrt sind, in ähnlicher Weise wie in dem Ovarium, das unter bestimmten Versuchsbedingungen der Röntgenbestrahlung unterworfen wird. Der Vermehrung der Pubertätsdrüsenzellen im Transplantat entspricht es, dass spezifisch weibliche Geschlechtsmerkmale beim feminierten Männchen noch stärker ausgebildet sind als beim normalen jungfräulichen Weibchen. Durch eine vermehrte Wirkung der weiblichen Pubertätsdrüse im Organismus des jugendlichen kastrierten Männchens kann eine Hyperfeminierung desselben, wie Steinach sagt, ausgelöst werden.

Ratten eignen sich nicht für die Untersuchung des Einflusses, den das Ovarium auf die Entwicklung der Zitzen und der Brustdrüse ausübt, da die Zitzen beim Rattenmännchen makroskopisch nicht sichtbar sind[2].

[1] Zit. nach Kammerer, Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverwandlung. Wien 1918. S. 77. — Ferner nach einer brieflichen Mitteilung von Brandes an Magnus Hirschfeld, Sexualpathologie. Zweiter Teil. Bonn 1918. Vgl. S. 100. — Brandes hat über seine Versuche noch nicht eingehend berichtet. Vgl. seinen Aufsatz im „Berliner Tageblatt“ vom 7. Juni 1914 (No. 283, 2. Beiblatt).

[2] Vgl. hier die eingehenden Untersuchungen von J. A. Myers, Studies on the mammary gland III: A comparison of the developing mammary glands in male and female albino rats from the late fetal stages to ten weeks of age. The Anatomical Record, Vol. 13, 1917.

Von grossem Interesse sind auch die Befunde, die Steinach über das Verhalten von Gewicht und Grösse bei feminierten Tieren erhoben hat.

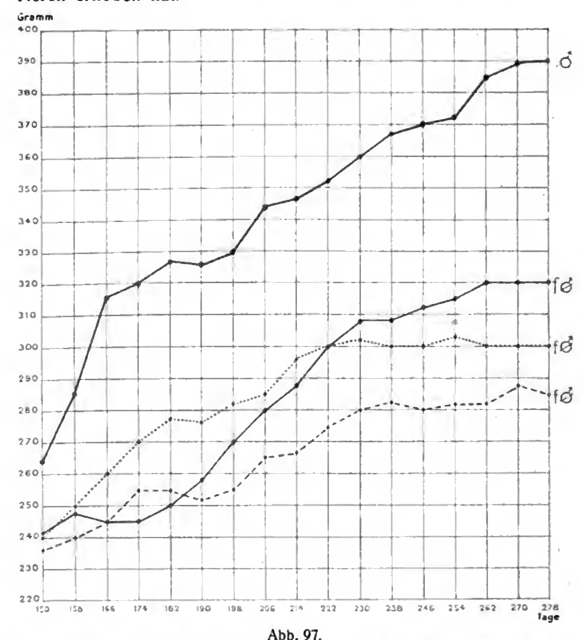


Abb. 97.

Gewichtsunterschied zwischen normalen und feminierten männlichen Ratten. Im Alter von 9 Monaten wogen die feminierten Männchen bis über 100 g weniger als ein normales Männchen. Die Zahlen sind entnommen der Tabelle I auf S. 94 von Steinach, Willkürliche Umwandlung etc. Eigene Zeichnung.

Das durchschnittliche Gewicht weiblicher Ratten und Meerschweinchen ist geringer als beim männlichen Tier. Ueber das Körpergewicht von Ratten liegen eingehende Untersuchungen von Donaldson[1])

[1]) Zit. nach Steinach, Willkürl. Umwandlung usw.

vor, der angibt, dass vom dritten Lebensmonat an männliche Ratten ein grösseres Gewicht haben. Bei der von Donaldson untersuchten weissen Ratte betrug der Gewichtsunterschied zugunsten des Männchens im Alter von 150 Tagen im Durchschnitt 37 g, im Alter von 365 Tagen 53 g. Beim Meerschweinchen ist ein Gewichtsunterschied zwischen erwachsenen Männchen und Weibchen vorhanden, der bis 200 g betragen kann. Steinach hat nun die Gewichtszunahme von normalen männlichen Tieren mit derjenigen feminierter Männchen im Verlaufe des Wachstums verfolgt, und es hat sich ergeben, dass das feminierte Männchen hinter dem normalen Bruder stets sehr beträchtlich zurückbleibt. Als Beispiel mögen die folgenden Versuche von Steinach dienen (Abb. 97). Von vier Ratten desselben Wurfes wurden drei im Alter von etwa einem Monat feminiert, die vierte blieb normal. Regelmässige Wägungen wurden vier Monate nach der Operation begonnen. Um diese Zeit wog das normale Männchen etwa 25 g mehr als seine drei feminierten Brüder. Nach weiteren $4^1/_2$ Monaten betrug der Gewichtsunterschied zugunsten des normalen Männchens 70, 90 und 105 g. Durch die Implantation von Ovarien in ein kastriertes Männchen wird somit das Wachstum des Männchens gehemmt, in weibliche Bahnen gelenkt. Dasselbe Resultat kann man durch Implantation von Ovarien in männliche Meerschweinchen erzielen. Der Gewichtsunterschied zwischen einem normalen und einem feminierten Männchen kann sogar noch grösser sein als zwischen einem normalen Männchen und einem normalen Weibchen. Es findet nach Steinach nicht nur eine Feminierung, sondern eine Hyperfeminierung statt, wie sie der vermehrten Wirkung der gewucherten Pubertätsdrüsenzellen während des Wachstumsalters entsprechen muss. Ob jedoch diese Beobachtungen von Steinach es gestatten, eine Hyperfeminierung anzunehmen, ist zweifelhaft, da das Gewicht der Tiere schon normalerweise sehr schwankend ist und man nur auf Grund sehr vieler Zahlen Schlüsse ziehen kann. Wir kommen auf diese Frage noch zurück.

Es wäre der Einwand möglich, dass der beobachtete Gewichtsunterschied zwischen einem normalen und einem feminierten Männchen nur auf die Schädigung zurückzuführen sei, die das feminierte

Tier durch den operativen Eingriff erfährt. Dieser Einwand wird durch die Tatsache widerlegt, dass die Hemmung des Wachstums nur dann eintritt, wenn die transplantierten Ovarien anheilen, dass die Hemmung dagegen ausbleibt, wenn die transplantierten Ovarien an der fremden Stelle nicht anheilen (Abb. 98 u. 99).

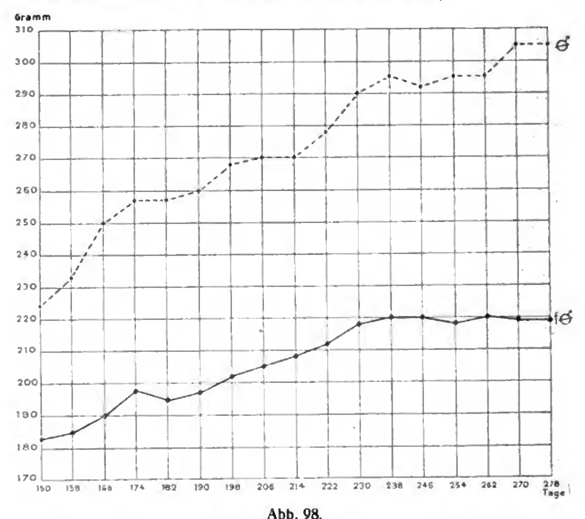


Abb. 98.
Gewichtsunterschied zwischen einem kastrierten und einem feminierten Rattenmännchen. Die Zahlen sind entnommen der Tabelle 2 auf S. 95 von Steinach, Willkürliche Umwandlung etc.
Eigene Zeichnung.

Sehr interessant ist in diesem Zusammenhang eine andere Beobachtung von Steinach. Bei den Feminierungsversuchen kommt es vor, dass die Ovarien zunächst anheilen und dass es zu einem Wachstum der Brustwarzen und Brustdrüsen und zu einer Hemmung des Körperwachstums kommt, dass aber die Ovarien später aus unbekannten Gründen allmählich doch resorbiert werden. „Diesem Ausfall der Ovarien folgt nun sofort auch die

Unterbrechung der Funktion, die Weiterentwicklung der Zitzen hört auf, und das Körpergewicht schnellt dermassen in die Höhe, dass es in wenigen Wochen wieder dem des normalen Kontrolltiers ent-

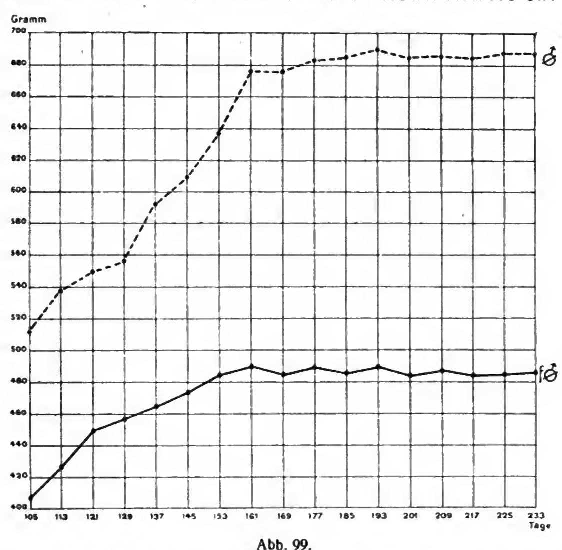


Abb. 99.
Gewichtsunterschied zwischen einem kastrierten und einem feminierten männlichen Meerschweinchen. Die Zahlen sind entnommen der Tabelle 3 von Steinach, Willkürliche Umwandlung etc. Eigene Zeichnung.

spricht" (Steinach). Athias hat diesen Befund bestätigt. Er entfernte in einem Falle die implantierten Ovarien drei Tage nach Beginn der Milchsekretion. Die Sekretion hielt noch neun Tage an, darauf begannen aber die Brustdrüsen sich zurückzubilden. Nach einer Woche waren sie schon stark reduziert.

Sand hat in seinen Versuchen die Gewichtsverhältnisse nicht berücksichtigt, da er seine Versuchstiere im Allgemeinen nicht länger

als einige Monate in Beobachtung hatte, die Gewichtsunterschiede jedoch, wie aus den Zahlen von Steinach hervorgeht, erst etwa im sechsten Monat deutlich werden.

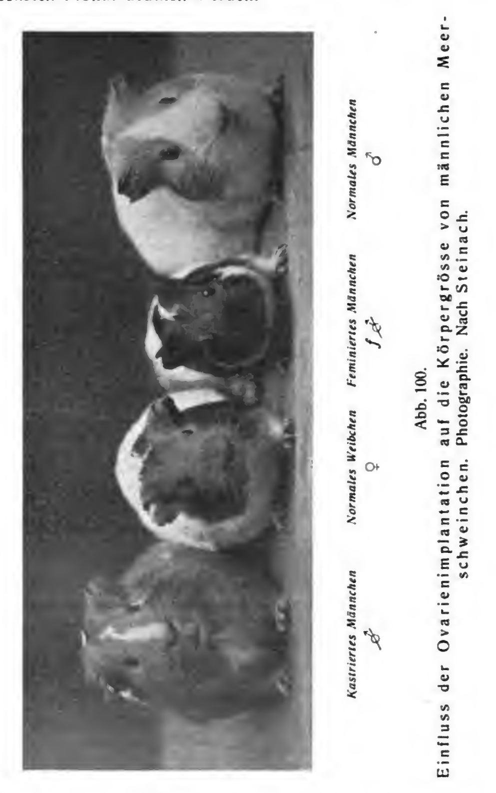


Abb. 100.
Einfluss der Ovarienimplantation auf die Körpergrösse von männlichen Meerschweinchen. Photographie. Nach Steinach.

Dem geringeren Körpergewicht des Weibchens gegenüber dem Männchen entsprechen auch kleinere Körpermaße (Abb. 100).

Das Weibchen hat einen schmäleren und kürzeren Kopf, ist von schlankerer Gestalt, seine Gesamtkörperlänge ist geringer als beim Männchen. Männchen, denen Ovarien implantiert wurden, gleichen in allen Körperdimensionen normalen Weibchen (Abb. 101). Die umgestaltende Wirkung der weiblichen Pubertätsdrüse erstreckt sich, wie die von Steinach ausgeführte Röntgen-Untersuchung von Ratten zeigte, auf alle Teile des Skeletts, und diese Wirkung kommt in den veränderten Proportionen des Körpers zum Ausdruck. Wenn jedoch die Ovarien, die zunächst anheilten, später wieder resorbiert wurden, so trat wieder ein vermehrtes Wachstum ein und alle einzelnen Körpermaße erreichten die für das normale Männchen charakteristischen Werte. Selbstverständlich sind alle diese Werte mit grossen Fehlern behaftet, und Sand weist darauf hin, dass man sogar bei ein und demselben Tier, wenn man seine Körperlänge von der Nasenspitze bis zur Schwanzwurzel misst, in verschiedenen Messungen Differenzen bis zu 1 cm bekommen kann, da die Tiere sich sehr krümmen. In den Versuchen von Steinach waren aber die Unterschiede zwischen normalen und feminierten Tieren viel grösser, in der Regel so gross, dass man sie schon ohne Messung beobachten konnte. Sand hat die Messungen weggelassen, da er, wie schon erwähnt, die Versuchstiere jeweils nur einige Monate beobachtete, die Unterschiede in der Grösse sich jedoch erst später bemerkbar machen.

Die geschlechtsspezifische Wirkung der weiblichen Pubertätsdrüse soll nach Steinach auch im Haarkleid zum Ausdruck kommen. Vom sechsten Monat an macht sich nach Steinach bei der Ratte eine Geschlechtsdifferenz im Haarkleid bemerkbar. Das Haarkleid des Männchens wird fellartig, die Haare werden lang, grob, oft struppig. Dagegen bleiben die Haare des Weibchens kürzer, feiner und weicher. Bei den feminierten Männchen nehmen die Haare den Charakter des weiblichen Haarkleides an. Streicht man mit der Hand über den Rücken eines feminierten Männchens, so fühlt sich das Haar seidenartig wie bei einem Weibchen an. Der weiblich-grazile Eindruck, den man von

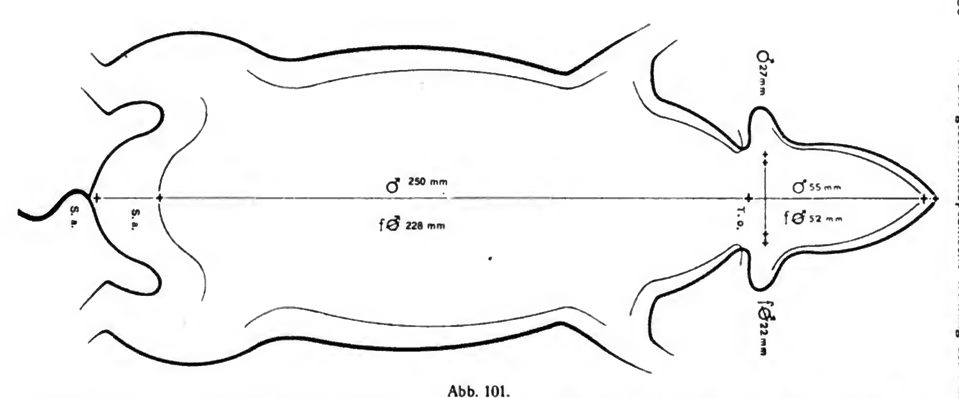


Abb. 101.

Einfluss der Feminierung auf die Körpermaße. Die Zeichnung wurde hergestellt, indem die einzelnen Maße auf Millimeterpapier aufgetragen wurden. Für die Reproduktion wurde die Zeichnung verkleinert. Kopflänge = vom Tuber occipitale (*T. o.*) bis zur Nasenspitze; Kopfbreite = Ohrdistanz; Körperlänge = von der Nasenspitze bis zum Schwanzansatz (*S. a.*). Sämtliche Maße sind bei den feminierten Männchen (Mittel von drei Tieren) kleiner als beim normalen Männchen und entsprechen den für das normale Weibchen charakteristischen Werten. Die Zahlen sind entnommen der Tabelle 5 von Steinach, Willkürliche Umwandlung etc. Eigene Zeichnung.

den feminierten Tieren gewinnt, wird durch das glatt anliegende weibliche Haarkleid noch erhöht[1]).

Nach Steinach kommt es beim feminierten Männchen auch zur Ausbildung eines für das geschlechtsreife Weibchen charakteristischen Fettlagers in der Beckengegend, in der Umgebung des Uterus. Dieses Fettlager in seiner typischen Lagerung ist beim männlichen Kastraten niemals vorhanden. Ebenso fehlt es bei jenen kastrierten Männchen, bei welchen die implantierten Ovarien nicht angeheilt und bei denen auch alle Zeichen einer Feminierung ausgeblieben sind.

Die Versuche von Steinach zeigen nach alledem, dass das Ovarium die Ausbildung der männlichen Geschlechtsmerkmale hemmt, die Ausbildung weiblicher Geschlechtsmerkmale dagegen fördert und die Entwicklung des ganzen Organismus in weibliche Bahnen lenkt. Das Soma wird durch die weibliche Pubertätsdrüse in geschlechtsspezifischer Weise gemodelt.

Wie die körperlichen Geschlechtsmerkmale, so steht auch das psycho-sexuelle Verhalten unter dem geschlechtsspezifischen Einfluss der weiblichen Pubertätsdrüse. Die Kastrationsversuche, ebenso die Injektions- und Transplantationsversuche haben gezeigt, dass der Pubertätsdrüse eine erotisierende Wirkung auf das zentrale Nervensystem zugeschrieben werden muss: durch die aus der Pubertätsdrüse in den Kreislauf gelangenden Stoffe wird das zentrale Nervensystem dahin beeinflusst, dass die Reflexe zustandekommen, die dem psycho-sexuellen Verhalten des Tieres zugrundeliegen. Zwar haben die Versuche am Frosch ergeben, dass man den Umklammerungsreflex bis zu einem gewissen Grade auch durch Injektion von Ovarialsubstanz auslösbar machen kann. Aus diesen Versuchen am Frosch kann wohl, wie schon gesagt (vgl. S. 262), der Schluss gezogen werden, dass im inneren Sekret der weiblichen

[1]) Nach Steinach machen sich die Unterschiede im Haarkleid der Ratten erst vom sechsten Monat ab bemerkbar. Sand erwähnt (Experimentelle Studier etc. vgl. p. 55), dass er nicht in der Lage war, diese Unterschiede wahrzunehmen; ebensowenig andere Personen, denen er Tiere zum Vergleich vorgelegt hatte. Im übrigen kam dieses Moment in den Feminierungs- und Maskulierungsversuchen von Sand während der kürzeren Beobachtungsdauer nicht in Betracht. — Ich selbst möchte mir ein Urteil in dieser Frage nicht erlauben.

Pubertätsdrüse sich auch ein Stoff befindet, wie ihn die männliche Pubertätsdrüse für die Erotisierung des zentralen Nervensystems liefert. Allgemeine Schlüsse in dem Sinne, dass die Wirkung der Pubertätsdrüse nicht geschlechtsspezifisch sei, können aus diesem Befund jedoch nicht gezogen werden. Das zeigen die Feminierungsversuche von Steinach, in denen es gelungen ist, heranwachsende kastrierte Männchen durch Implantation von Ovarien in Tiere mit ausgesprochen weiblichem psycho-sexuellen Verhalten umzustimmen. Wir haben oben (vgl. S. 38 u. ff.) gesehen, dass das psycho-sexuelle Verhalten des kastrierten Ratten- und Meerschweinchen-Männchens von dem Verhalten des normalen Männchens sehr abweicht. Wenn auch eine schwache sexuelle Neigung beim Kastraten vorhanden ist, so handelt es sich doch nur um eine ganz rudimentäre und wenig dauerhafte Ausbildung des Geschlechtstriebes, der nicht zur vollen Entfaltung gelangt. Auch beim feminierten Männchen kommt nun der männliche Geschlechtstrieb nicht zur Entfaltung. Das innere Sekret der weiblichen Pubertätsdrüse ist also nicht imstande, das zentrale Nervensystem in männlicher Richtung zu erotisieren; die weibliche Pubertätsdrüse fördert die psychischen männlichen Geschlechtsmerkmale ebensowenig wie die körperlichen. Dagegen wird das zentrale Nervensystem der feminierten Tiere in weiblicher Richtung erotisiert. Die objektiven Symptome dieser Erotisierung in weiblicher Richtung sind nach Steinach die folgenden:

1. Das normale Ratten-Weibchen zeigt den sogenannten „Schwanzreflex": es hebt während der Verfolgung durch das Männchen den Schwanz senkrecht hoch, was dem Männchen, das sich durch den Geruch orientiert, wohl das Erkennen des brünstigen Weibchens erleichtert. Auch das feminierte Rattenmännchen zeigt den Schwanzreflex. Allerdings wird der Schwanzreflex auch beim normalen Männchen und beim männlichen Kastraten beobachtet. Aber nicht in der charakteristischen Art. Die Männchen lassen sich überhaupt nicht von anderen treiben. Sie richten sich vielmehr gegen den Verfolger auf und beginnen den Kampf.

2. Die feminierten Rattenmännchen werden von normalen Männchen als Weibchen aufgefasst und behandelt. Setzt man zu einem normalen Männchen ein feminiertes Tier und einen Kastraten, so wird vom normalen Männchen zunächst beiden Interesse entgegengebracht, beide werden verfolgt und beschnuppert. Aber bald verändert sich das Verhalten gegenüber dem feminierten Tier. Das Männchen verfolgt dieses und versucht immer wieder den Ausfprung. Das normale Männchen verhält sich gegenüber dem feminierten Männchen wie gegenüber einem normalen nichtbrünstigen Weibchen.

3. Das normale Ratten- und Meerschweinchen-Weibchen zeigt den sogenannten „Abwehrreflex“: ein Hinterbein wird hochgehoben und es werden Bewegungen mit demselben ausgeführt, um den Aufsprung des verfolgenden Männchens abzuwehren. Nach Steinach handelt es sich hier um einen Reflex, durch den das nichtbrünstige Weibchen vor unnützer sexueller Belästigung und vor unfruchtbarem Coitus geschützt wird. Steinach hat nun gefunden, dass auch das feminierte Männchen den Abwehrreflex zeigt.

Auf Grund der Versuche von Steinach unterliegt es keinem Zweifel, dass das zentrale Nervensystem der Säugetiere unter dem Einfluss der Pubertätsdrüse in geschlechtsspezifischer Weise erotisiert wird. Aber es muss bemerkt werden, dass es sehr schwer sein dürfte, allein nach dem psycho-sexuellen Verhalten zu beurteilen, ob ein Versuch positiv oder negativ ausgefallen ist. So hat Sand, der in Maskulierungsversuchen die Befunde von Steinach über die geschlechtsspezifische Beeinflussung des psycho-sexuellen Verhaltens durch die Pubertätsdrüse vollkommen bestätigt hat, diesen Einfluss in seinen Feminierungsversuchen an Ratten nicht deutlich feststellen können. Er konnte den „Schwanzreflex“ und den „Abwehrreflex“ nicht beobachten, wenn das psycho-sexuelle Verhalten seiner Versuchstiere bis zu einem gewissen Grade auch auf eine stattgefundene Umstimmung in weiblicher Richtung hinwies.

Auch die Körpertemperatur ist in einer für das Geschlecht spezifischen Weise von der Geschlechtsdrüse abhängig, wie Steinach

und ich[1]) an den Versuchstieren des ersteren nachweisen konnten. Verschiedene Autoren haben gezeigt, dass die Körpertemperatur des weiblichen Geschlechts höher ist als diejenige des männlichen[2]). Hans Przibram[3]) hat das vor kurzem durch Temperaturmessungen bei der Hausratte und Wanderratte bestätigt. Die von Steinach und mir an Meerschweinchen ausgeführten Messungen haben ergeben, dass die Temperatur der weiblichen Tiere im Durchschnitt um etwa 0,6° höher ist als diejenige der männlichen. Die Temperatur des Männchens wird nun durch die Kastration augenscheinlich nicht verändert, wohl aber die Körpertemperatur des Weibchens. Die Körpertemperatur sinkt beim kastrierten Weibchen zwar nicht auf den Stand der männlichen Temperatur ab, ist jedoch im Durchschnitt um 0,4° niedriger als beim normalen Weibchen. Schon diese Befunde machen es wahrscheinlich, dass die weibliche Pubertätsdrüse die Körpertemperatur in die Höhe treibt, während die männliche Pubertätsdrüse die Körpertemperatur unbeeinflusst lässt. Dem entsprechen die Befunde am feminierten Tier: die Körpertemperatur des feminierten Männchens gleicht derjenigen eines normalen Weibchens. Auch in dieser Beziehung wird das kastrierte Männchen durch die Implantation von Ovarien feminiert. Vorgreifend sei bemerkt, dass dagegen die Körpertemperatur des maskulierten Weibchens von derjenigen eines kastrierten Weibchens kaum abweicht. Die folgende Tabelle und die graphische Darstellung (Abb. 102) unterrichten zusammenfassend über die Verhältnisse.

Es fragt sich, wie der Mechanismus dieser Wirkung der Pubertätsdrüse auf die Körpertemperatur im Einzelnen beschaffen sein könnte. Mit andern Worten: wo greift das innere Sekret der weiblichen Pubertätsdrüse an, wenn es die Körpertemperatur in die Höhe treibt?

---

[1]) Lipschütz, Körpertemperatur als Geschlechtsmerkmal. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien, 1916. Nr. 22. — Ueber die Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Pubertätsdrüse. Pflügers Archiv, B. 168, 1917.

[2]) R. Tigerstedt, Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. Handbuch der vergleichenden Physiologie. B. III, 2. Hälfte. Jena 1910.

[3]) Hans Przibram, Die Umwelt des Keimplasmas. VI. Direkte Temperaturabhängigkeit der Körperwärme bei Ratten. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien, 1915. Nr. 25.

	Zahl der gemessenen Tiere	Gesamtzahl der Messungen	Mittlere Körpertemperatur
1. Normales Weibchen .	5	133	**37,3**
2. Kastriertes „ .	2	51	**36,9**
3. Maskuliertes „ .	1	25	**36,8**
4. Normales Männchen .	3	73	**36,7**
5. Kastriertes „ .	3	59	**36,7**
6. Feminiertes „ .	2	68	**37,2**

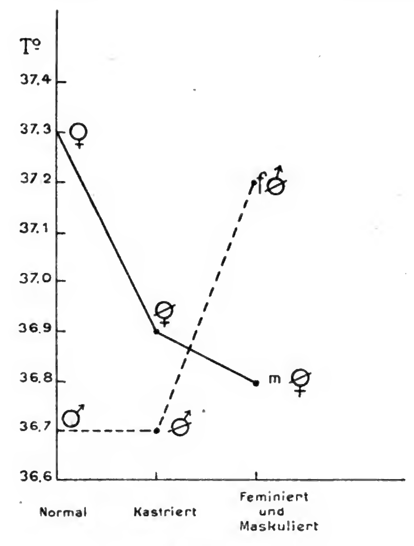


Abb. 102.

Mittlere Temperaturen des normalen Weibchens und Männchens, des kastrierten Weibchens und Männchens, des feminierten Männchens und des maskulierten Weibchens. Ausgezogene Linie — Männchen, unterbrochene Linie ... Weibchen. Nach Lipschütz.

Es ist, meiner Meinung nach, von vornherein sehr wahrscheinlich, dass es sich um eine Wirkung des inneren Sekretes auf das zentrale Nervensystem handelt, ähnlich den Wirkungen der Pubertätsdrüse beim Zustandekommen der sexuellen Reflexe.

b) Die Maskulierung.

Die Maskulierung, die Steinach bei Ratten und Meerschweinchen ausgeführt hat, ist ihm seltener gelungen als die Feminierung: die transplantierten Hoden erwiesen sich in seinen Versuchen viel weniger widerstandsfähig als die transplantierten Ovarien, und sie verfielen auf der fremden Unterlage viel häufiger der Resorption als die letzeren. Aber durch wiederholte Transplantationen gelangte Steinach zum Ziel. Die Transplantate haben sich in einem Teil der Fälle über die Pubertätszeit hinaus gehalten, so dass ihre gestaltende Wirkung verfolgt werden konnte. In einem Fall blieb das Hoden-Transplantat bei einem weiblichen Meerschweinchen über drei Jahre lang bestehen. Es können sich also unter günstigen Umständen Hoden-Transplantate im weiblichen Körper ebenso lange halten, wie Ovarien-Transplantate im männlichen Organismus, wo bei Meerschweinchen eine Haltbarkeit von über dreieinhalb Jahren erreicht wurde[1]). In allen Fällen, die histologisch untersucht wurden, hat sich ergeben, dass eine Degeneration des samenbildenden Gewebes eintritt. Es kommt zu einer mehr oder weniger vollständigen Zerstörung des samenbildenden Gewebes und zu einer Wucherung der Zwischenzellen. Das Transplantat verhält sich also in ähnlicher Weise wie bei der Autotransplantation oder wie bei der Transplantation in ein anderes Männchen.

In den Versuchen von Sand[2]) wurden die Transplantate beim Meerschweinchen resorbiert; dagegen gelang eine grössere Anzahl von Versuchen an Ratten. Die Versuche von Sand sind auch insofern von grossem Interesse, als in ihnen die Stärke der Maskulierung mit der Menge der Zwischenzellen im Transplantat in den einzelnen Fällen

[1]) Steinach, Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung. Arch. f. Entw.-Mech., B. 42, 1916.

[2]) Sand, Experimentelle Studier over Konskarakterer hos Pattedyr. Kjobenhavn, 1918. Vgl. S. 89—91.

verglichen wurde. Wir kommen auf dieses quantitative Problem am Schluss dieses Abschnitts noch zurück.

Ist das Hoden-Transplantat angeheilt, so lassen sich folgende Wirkungen im weiblichen Körper feststellen:

1. Die weiblichen Geschlechtsmerkmale, wie Brustdrüsen, Zitzen und Uterus werden durch die implantierten Hoden in ihrem Wachstum nicht gefördert;
2. Rudimentäre Anlagen von Organen, wie die Schwellkörper der Clitoris, werden zum Wachstum angeregt;
3. Das Körperwachstum wird in männliche Bahnen gelenkt;
4. Das Nervensystem wird in männlicher Richtung erotisiert.

Es seien nun die Befunde im Einzelnen beschrieben.

Wir haben im Abschnitt über die Feminierung gesehen, dass das Wachstum der Brustwarzen, der Brustdrüse und des Uterus durch die weibliche Pubertätsdrüse gefördert wird. Schon am Verhalten der Brustwarzen beim maskulierten weiblichen Meerschweinchen oder bei der maskulierten Ratte sieht man, dass die Wirkung der männlichen Pubertätsdrüse nicht identisch ist mit der Wirkung der weiblichen. Die Entwicklung der Brustwarzen steht still. Die Brustwarzen des maskulierten Weibchens bleiben eine rudimentäre Anlage wie beim normalen Männchen oder wie beim weiblichen Kastraten. Ob eine hemmende Wirkung der männlichen Pubertätsdrüse auf die Brustwarzen und die Brustdrüse vorhanden ist, müsste noch genauer verfolgt werden. Der Uterus verfällt der Kastrationsatrophie, eine Beobachtung, die Bucura [1]) schon vor längerer Zeit gemacht hat. Bucura implantierte einer kastrierten Häsin Hoden in die Bauchhöhle, die funktionstüchtig einheilten; die Kastrationsatrophie wurde jedoch durch die eingepflanzten Hoden nicht aufgehalten. Wie mit Bezug auf die Brustdrüsen, so wäre auch mit Bezug auf den Uterus noch zu untersuchen, ob eine hemmende Wirkung der männlichen Pubertätsdrüse in Betracht kommt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich eine solche hemmende Wirkung auf den Uterus nachweisen lassen wird.

---

[1]) Bucura, Beiträge zur inneren Funktion des weiblichen Genitales. Zeitschrift für Heilkunde, B. 28, 1907. Zit. nach Bucura, Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Wien und Leipzig. 1913. Vgl. S. 145.

Die Feminierungsversuche haben ergeben, dass das Ovarium das Wachstum der Schwellkörper des Penis hemmt: der Penis des feminierten Tieres ist kleiner als der Penis des Kastraten. Im Gegensatz dazu fördert der in den weiblichen Körper implantierte Hoden

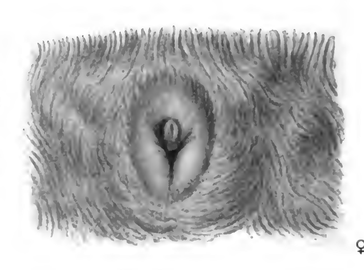


Abb. 103. Geschlechtsgegend eines **normalen** weiblichen Meerschweinchens. Erwachsenes Tier. Man sieht den Y-förmigen Spalt und den Urethralhöcker.

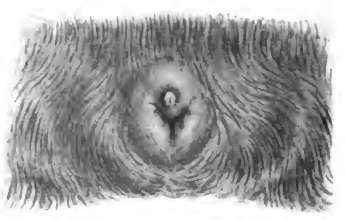


Abb. 104. Geschlechtsgegend eines **kastrierten** weiblichen Meerschweinchens (kastrierte Schwester des maskulierten Weibchens der Abb. 105 und 106). Die Verhältnisse sind wie beim normalen Weibchen, nur etwas kleiner.

das Wachstum der Clitoris und verwandelt diese in ein Organ, das einem Penis ähnlich sieht. Ich [1]) habe diese Beobachtung an einem Meerschweinchen gemacht, das von Steinach vor längerer Zeit operiert wurde. Bei Betrachtung der Geschlechtsgegend eines normalen Meerschweinchen-Weibchens (Abb. 103) sieht man zwischen

[1]) Lipschütz, Entwicklung eines penisartigen Organs beim maskulierten Weibchen. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien, 1916. Nr. 27. — Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ durch experimentelle Maskulierung. Arch. f. Entw.-Mech., B. 44, 1918. — Vgl. auch Lipschütz, On the internal secretion of the sexual glands. Jl. of Physiology, Vol. LI, 1917.

zwei Wülsten einen Spalt, der Y-förmig nach oben ausläuft. Zwischen den Ausläufern des Spaltes hängt ein Zapfen, der eine nach unten auslaufende Fortsetzung der oberen Kommissur der Wülste darstellt. Diese Fortsetzung trägt ein Gebilde, das man am besten als „Urethralhöcker" bezeichnen kann. Der Urethralhöcker ist eine Hautfalte, die



Abb. 105.
Geschlechtsgegend eines **maskulierten** weiblichen Meerschweinchens. An Stelle des Urethralhöckers sieht man die männliche Vorhaut.



Abb. 106.
Geschlechtsgegend eines **maskulierten** weiblichen Meerschweinchens bei zurückgezogener Vorhaut. Man sieht das penisartige Organ, bestehend aus zwei Corpora cavernosa penis, die wie die beiden Hälften eines Giebeldaches zueinander gelagert sind, und aus den stachelförmigen Gebilden. Die Geschlechtswülste wurden auseinander gezogen, um die Vagina und den After zu demonstrieren.

Abb. 103 bis 106: Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ beim maskulierten Meerschweinchen.
Alle vier Abbildungen sind Zeichnungen. Natürliche Grösse. Nach Lipschütz.

sich als ein nach unten offener Wall um die Harnröhrenöffnung legt. Die Hautfalte kann als eine der männlichen Vorhaut homologe Clitoris-Vorhaut aufgefasst werden. Makroskopisch ist eine Clitoris nicht sichtbar. Bei mikroskopischer Betrachtung kann man sich jedoch überzeugen, dass Clitoris-Schwellkörper vorhanden sind [1]) (Abb. 107). Zieht man die Geschlechtswülste nach beiden Seiten auseinander, so sieht man die Vagina als einen Querspalt. Unterhalb der Vagina bemerkt man die

[1]) Carl Gruber, Bau und Entwicklung der äusseren Genitalien bei Cavia cobaya. Morphol. Jahrbuch., B. 36, 1907. (Fig. 1 und 2 der Taf. I in der

Afteröffnung. Beim normalen Männchen findet man in der Geschlechtsgegend einen vertikalen Spalt, über den die Vorhaut hinüberhängt. Zieht man die Vorhaut nach hinten, so tritt der bei der Erektion etwa 2 cm lange Penis zutage. Der Penis (Abb. 108 und 109) hat zwei Oeffnungen: oben die Mündung der Harnröhre, unten die Mündung eines Blindsackes, der im cavernösen Gewebe des Penis liegt und wie ein Handschuhfinger umgekrämpelt werden kann. Am blinden Ende des Sackes sitzen zwei weissgelbe stachelförmige Gebilde, die beim Umkrämpeln des Sackes weit nach vorne treten. Auf den ersten Blick kann man sich nun überzeugen, dass die Verhältnisse in der Ge-

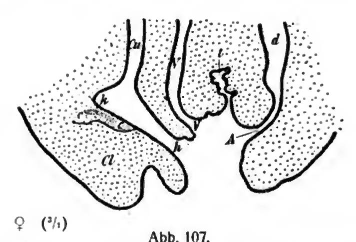


Abb. 107.
Idealer Medianschnitt durch die Geschlechtsgegend eines erwachsenen weiblichen Meerschweinchens. 3mal vergrössert. *Cl* Clitoris, *c—c* Schwellkörper der Clitoris, *h* Mündung der Harnröhre, *V* Vagina. *A* After, *d* Rectum, *t* grubige Vertiefung zwischen Vagina und After (Damm). Nach Gruber.

schlechtsgegend beim maskulierten Meerschweinchen sich in der Richtung zur Männlichkeit verschoben haben (Abb. 105). An Stelle des Urethralhöckers sieht man eine weite Vorhaut hängen, die unten gespalten ist. Unterhalb der Vorhaut bemerkt man die Vagina. Die Vorhaut lässt sich mit Leichtigkeit zurückziehen. Es bietet

Arbeit von Gruber, die die äusseren Genitalien beim Männchen und Weibchen zur Darstellung bringen, sind verkehrt gestellt, was zu Missverständnissen Anlass geben könnte). — Vgl. auch A. Fleischmann, Das allgemeine Resultat meiner Phallus-Studien. Sitzungsberichte der physik.-medizinischen Sozietät in Erlangen, B. 38, 1906. — Ueber den Bau der äusseren Genitalien vgl. auch die eingehende Arbeit von Gerhardt, Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Kopulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, B. I, 1909.

sich dann ein ganz eigentümliches Bild dar (Abb. 106). Man hat zwei schleimhautrote Gebilde vor sich, die zu einander etwa wie die beiden Hälften eines Giebeldaches Λ gelagert sind. Zwischen ihnen befindet sich die Mündung der Harnblase, die man von aussen sondieren kann. Die roten Gebilde, die man auf eine Länge von etwa 5 bis 8 mm freilegen kann, sind ihrem Aussehen und ihrer Lagerung nach als zwei Schwellkörper anzusprechen. Es sind den Corpora cavernosa penis homologe Gebilde. Die Clitoris hat sich beim maskulierten Tier in zwei wohl ausgebildete Corpora cavernosa umgewandelt. Um diese hat sich eine Vorhaut gelegt, welche sich aus der Clitoris-Vorhaut ge-

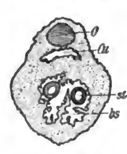
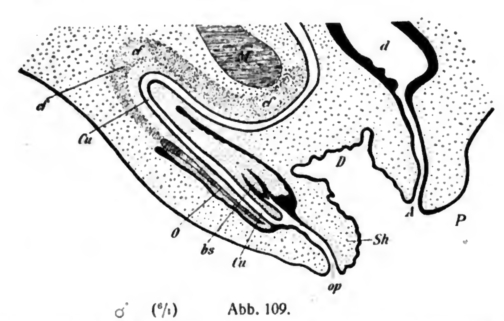


Abb. 108.
Querschnitt durch den Penis eines erwachsenen Meerschweinchens. (Der Schnitt geht 1,1 mm distal von der Basis der Eichel). 5mal vergrössert. Man sieht zwei Hohlräume: die Harnröhre *Cu* und den Blindsack *bs*. Die Schleimhaut des Blindsackes ist stark gefaltet. Im Blindsack die stachelförmigen Gebilde *st*. *O* Penisknochen. Nach Gruber.



♂ (⁶/₁) Abb. 109.
Idealer Medianschnitt durch die Geschlechtsgegend eines 3 Tage alten männlichen Meerschweinchens. 6mal vergrössert. *M* Symphyse, *cf* Corpus fibrosum (Schwellkörper) des Penis, *Cu* Canalis urogenitalis, *bs* Blindsack des Penis mit dem Ansatz des Hornstachels, *O* Penisknochen, *P* Praeputium, *op* Ostium praeputiale, *A* After, *d* Rectum, *D* Damm. Nach Gruber.

bildet haben muss. Bemerkenswert ist, dass dem penisartigen Organ des maskulierten Weibchens ein Corpus cavernosum urethrae vollständig fehlt; das penisartige Organ stellt einen total hypospadischen Penis dar. Denken wir uns einen Frontalschnitt durch das



Abb. 110.
Querschnitt durch die Eichelspitze eines erwachsenen männlichen Meerschweinchens. 5mal vergrössert. *O* Penisknochen. Nach Gruber.

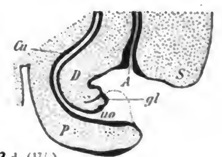


Abb. 111.
Idealer Medianschnitt durch die Geschlechtsgegend eines männlichen Meerschweinchen-Embryos; 33 Tage alt. 17mal vergrössert. *P* Phallus, *Cu* Canalis urogenitalis, *uo* Urogenitalöffnung, *gl* Glandarlamelle, *D* Damm, *A* After, *S* Schwanz. Vergleiche hierzu Abb. 113. Nach Fleischmann und Gruber.

penisartige Organ des maskulierten Weibchens (Abb. 106), so erhalten wir ein Bild, wie es einem Frontalschnitt durch die Eichelspitze des männlichen Penis entspricht (Abb. 110). In der Eichelspitze des normalen Penis fehlt eben das Corpus cavernosum urethrae, weil die Corpora cavernosa penis distalwärts über das Corpus cavernosum urethrae hinausragen. Wir müssen uns nun fragen, warum das Corpus cavernosum urethrae im penisartigen Organ des maskulierten Weibchens vollkommen fehlt. Ein

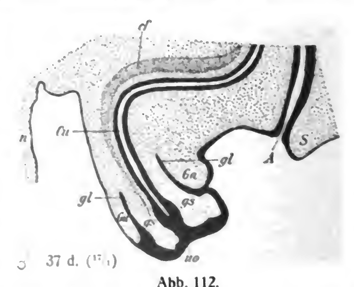
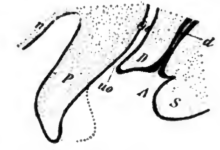


Abb. 112.
Idealer Medianschnitt durch die Geschlechtsgegend eines männlichen Meerschweinchen-Embryos; 37 Tage alt. 17mal vergrössert. *n* Nabel, *S* Schwanz, *Cu* Canalis urogenitales, *uo* Urogenitalöffnung, *cf* Corpus fibrosum, *gl* Glandarlamelle, *gs* Eichel, *Ga* Praeputium, *A* After. Nach Fleischmann und Gruber.

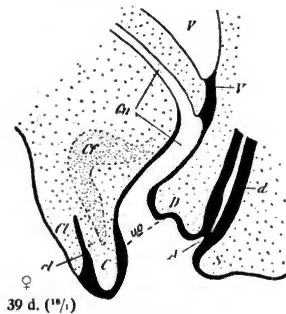
Verständnis dafür wird angebahnt, wenn wir in Betracht ziehen, dass die Kastration, und ebenso die Feminierung und Maskulierung an einem Organismus angreifen, in welchem die Geschlechtsmerkmale schon bis zu einem gewissen Grade fixiert sind. In der zweiten Hälfte der embryonalen Entwicklung vollziehen sich beim männlichen und weiblichen Tier sehr weitgehende Umwandlungen in der Geschlechtsgegend. Diese Umwandlungen führen beim Männchen zur Bildung der geschlossenen Harnröhre (Abb. 111 und 112); beim Weibchen tritt die Oeffnung der miteinander verwachsenden M ü l l e r'schen Gänge als Vaginalöffnung zwischen Damm und Harnblasenöffnung (Abb. 113 und 114). Es ist von vornherein anzunehmen, dass diese bereits fixierten Geschlechtsmerkmale sich unter dem Einfluss der Pubertätsdrüse nicht mehr in derselben Weise abändern lassen werden, wie im intrauterinen Leben. Wir kommen weiter unten eingehender auf diese Verhältnisse zurück[1]).



♀ 30 d. (17/1)

Abb. 113.

Idealer Medianschnitt durch die Geschlechtsgegend eines weiblichen Meerschweinchen-Embryos; 30 Tage alt. 17mal vergrössert. Bezeichnungen wie in Abb. 111. Nach Fleischmann und Gruber.



♀ 39 d. (18/1)

Abb. 114.

Idealer Medianschnitt durch die Geschlechtsgegend eines weiblichen Meerschweinchen-Embryos; 39 Tage alt. 18mal vergrössert. *C* Clitoris, *cl* Clitorislamelle, *Cl* Clitorisvorhaut, *Cf* Corpus fibrosum (Schwellkörper der Clitoris), *V* Vagina; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 112. Nach Fleischmann und Gruber.

Den Schwellkörpern liegen beim maskulierten Weibchen zwei stachelförmige Gebilde eng

---

[1]) Vgl. Kap. XI, Abschnitt B.

an (Abb. 106), die sich in Farbe, Grösse und Lagerung von den stachelförmigen Gebilden im Blindsack des normalen Penis wohl unterscheiden, aber als ihr Homologon aufgefasst werden können. Beim frühkastrierten Männchen kommen die stachelförmigen Gebilde kaum noch zur Ausbildung: sie sind bei ihm bloss als winzige Pünktchen oder Körnchen zu finden [1]). Beim Spätkastraten (einem Versuchstier von Steinach) fand ich sie stark verkürzt. Die stachelförmigen Gebilde sind also wie Penis, Prostata und Samenblasen in ihrer Gestaltung von den Pubertätsdrüsen abhängig. Wie sie beim Kastraten schwinden, so kommen sie nun beim maskulierten Tier zur Ausbildung. Allerdings weichen sie in ihrer Lage und in ihrem Aussehen von den normalen Verhältnissen ab. Sie sitzen beim maskulierten Weibchen nicht am blinden Ende eines Hohlsackes, sondern sie hängen mit den Schwellkörpern eng zusammen. Ein Hohlsack, der normalerweise im Corpus cavernosum urethrae gelegen ist, fehlt hier, da ja ein Corpus cavernosum urethrae überhaupt nicht vorhanden ist. Die stachelförmigen Gebilde sind beim maskulierten Weibchen auch kürzer, dicker und röter als beim normalen Männchen. Dass die Veränderungen in der Geschlechtsgegend, die beim maskulierten Weibchen zu beobachten sind, eine Wirkung der implantierten männlichen Pubertätsdrüse darstellen und nicht etwa allein auf die Kastration zurückgeführt werden können, erhellt aus der Tatsache, dass von allen diesen Veränderungen beim einfach kastrierten Weibchen nichts zu sehen ist (Abb. 104, S. 288).

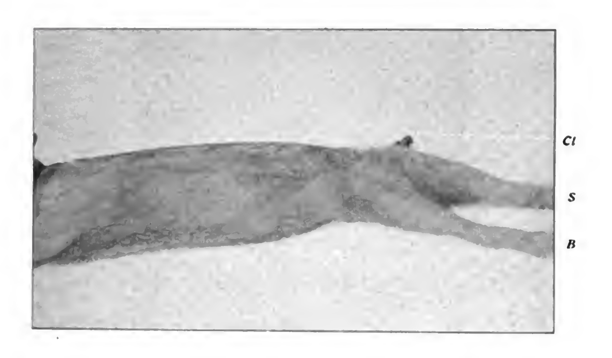
Beim Zurückziehen der Vorhaut fand ich die Schwellkörper mit weissgelben Sekretbrocken bedeckt, die nichts anderes sind als Präputialsekret, wie man es besonders reichlich um den kurzen Kastratenpenis findet. Wie die Wiederkäuer, stülpt auch das Meerschweinchen — wenn meine Beobachtungen darüber ausreichend sind — beim Urinieren den Penis nicht aus der Vorhaut vor; das geschieht allein bei der Erektion und bei der Begattung. Da das kastrierte Männchen Erektions- und Begattungsfähigkeit nicht besitzt, so bleibt bei ihm der Penis dauernd in der Vorhaut liegen. So erklärt es sich wohl, dass beim Kastraten eine Ansammlung von Präputialsekret

---

[1]) Nach einer persönlichen Mitteilung von Herrn Professor Steinach.

unter der Vorhaut zustandekommt. Aehnliche Umstände müssen auch beim maskulierten Tier zu einer Ansammlung von Präputialsekret führen.

Alles in allem: Wie das Wachstum des Penis beim Männchen durch Implantation von Ovarien gehemmt wird, so wird die Clitoris beim Weibchen durch Implantation von Hoden zu einem vermehrten Wachstum angeregt, die Clitoris wird in ein penisartiges Organ umgewandelt. Es wird dabei allerdings nicht mehr die normale Grösse und die normale Form des Penis erreicht. Insofern unterscheidet sich das Verhalten der Clitoris bei der Maskulierung von dem Verhalten der Brustdrüsen und der Brustwarzen bei der Feminierung. Ich werde im XI. Kapitel die Momente erörtern, auf welche, meiner Meinung nach, dieses unterschiedliche Verhalten zurückzuführen ist.



m ♀ Abb. 115.

Clitorishyperthrophie bei der maskulierten weiblichen Ratte. Photographie. Seitenansicht. *Cl* hypertrophierte Clitoris, *S* Schwanz, *B* rechtes Hinterbein. Nach Sand.

Die Beobachtungen über das Verhalten der Schwellkörper beim maskulierten Meerschweinchen sind auch von Interesse für die Lehre



Abb. 116.
Kastrierte weibliche Ratte.

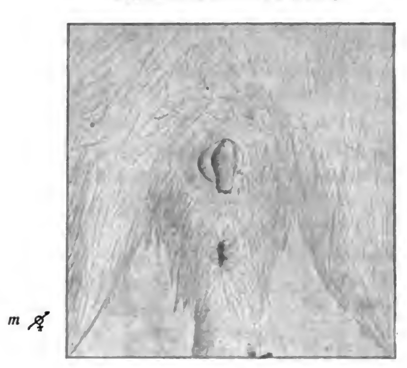


Abb. 117.
Maskulierte weibliche Ratte.

vom Hermaphroditismus. Auf diese Frage komme ich im IX. Kapitel zurück.

Unabhängig von mir hat Sand[1]) die Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei maskulierten Ratten beobachtet. Auch bei der Ratte ist die Clitoris normalerweise ein ganz rudimentäres, zwischen den Hautfalten verborgenes Organ. Bei maskulierten Ratten, die in ihrem psycho-sexuellen Verhalten ausgesprochen männlich transformiert waren, konnte Sand eine deutliche

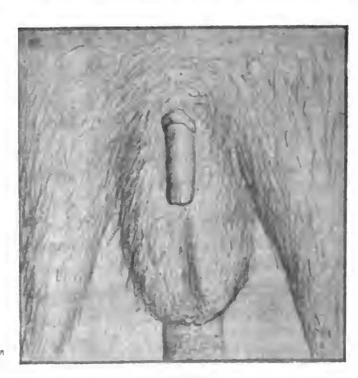


Abb. 118.
Normale männliche Ratte.

Abb. 116 bis 118: Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei der maskulierten Ratte. Alle drei Abbildungen sind Zeichnungen. Zweimal vergrössert. Gleichaltrige Tiere. Die oberflächlich nicht sichtbare Clitoris (116) hat sich beim maskulierten Weibchen in ein weibliches Organ umgewandelt (117), dessen Länge 3 mm beträgt. Nach Sand.

Hypertrophie der Clitoris feststellen (Abb. 115 bis 118). Die Clitoris hatte sich in ein 4 bis 5 mm langes, turgeszentes, blutgefülltes Organ umgewandelt, gleichsam ein „Peniculus", wie Sand sich ausdrückt. Bei der mikroskopischen Untersuchung der Transplantate zeigte es sich, dass die Leydig'schen Zellen stark vermehrt, die Samenkanälchen atrophisch waren.

---

[1]) Knud Sand, Experimenteller Hermaphroditismus. Pflügers Archiv, B. 173, 1918. — Experimentelle Studier etc., p. 91.

Wir haben oben gesehen, dass das stärkere Wachstum des Skeletts und damit das ganze Körperwachstum, wie es für das

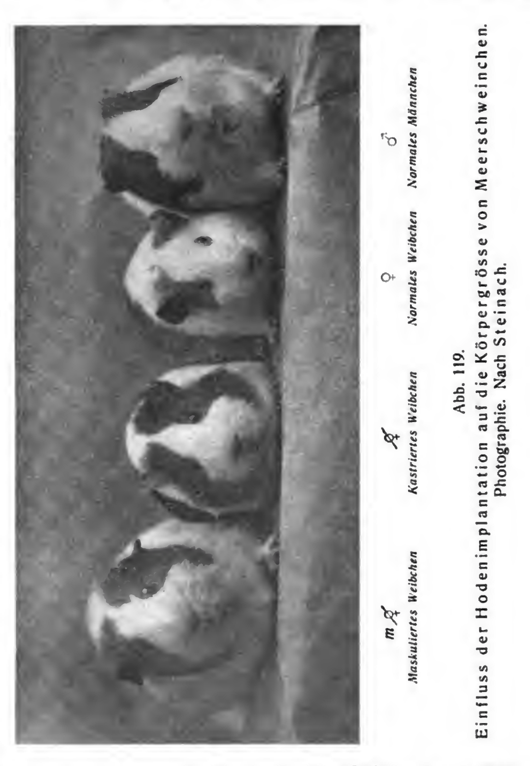


Abb. 119.
Einfluss der Hodenimplantation auf die Körpergrösse von Meerschweinchen.
Photographie. Nach Steinach.

Männchen charakteristisch ist, durch den Einfluss der weiblichen Pubertätsdrüse gehemmt wird: das feminierte Männchen erreicht in Gewicht und Grösse bloss ein normales Weibchen oder es bleibt, wie Steinach annimmt, sogar hinter diesem zurück. Im Gegen-

satz zur weiblichen Pubertätsdrüse, fördert die männliche das Wachstum des Skeletts. Das maskulierte Weibchen ist grösser als das kastrierte (Abb. 119). Es erreicht in der Körpergrösse ein normales Männchen, was besonders am grossen Kopf aufiällt. Ja, noch mehr: das maskulierte Weibchen kann nach Steinach grösser und schwerer werden als ein normales Männchen. Der Wucherung der Pubertätsdrüsenzellen im Transplantat, der vermehrten Wirkung der Pubertätsdrüse entspricht nach Steinach eine Hypermaskulierung in der Entwicklung des Skeletts und der Körpermuskulatur. Nicht immer wird eine Hypermaskulierung erreicht. Das ist nach Steinach nur der Fall, wenn die Pubertätsdrüse gewuchert ist. Findet die Anheilung des Transplantats nur unvollständig statt oder wird die Pubertätsdrüse ganz oder zum Teil durch wucherndes Bindegewebe verdrängt, so erreicht das maskulierte Tier nur die Grösse eines Männches oder bleibt hinter diesem an Grösse zurück. Der Grad der Entwicklung der Pubertätsdrüse bestimmt den Grad der Muskulierung. Wir haben oben schon darauf hingewiesen (vgl. S. 275), dass das Gewicht bei normalen Tieren so schwankend ist, dass man nur auf Grund sehr vieler Zahlen über das Gewicht von Tieren diesen Schluss ziehen könnnte. Wie wir uns gleich überzeugen werden, weisen jedoch neue Beobachtungen von Sand darauf hin, dass der von Steinach gezogene Schluss im Prinzip völlig berechtigt ist.

Das grobe und struppige Haarkleid des Männchens macht bei der Feminierung dem weichen und geschmeidigen Haarkleid des Weibchens Platz; umgekehrt ist es bei der Maskulierung. Das weiche und geschmeidige Haarkleid des Weibchens ist bei dem maskulierten Tier durch das derbe und struppige Haar des ausgewachsenen Männchens ersetzt [1]).

Wie das feminierte Männchen in weiblicher Richtung erotisiert ist, so das maskulierte Weibchen in männlicher. Setzt man zum maskulierten Meerschweinchen ein brünstiges Weibchen, so wird

---

[1]) Steinach, Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Zentralbl. f. Physiol., B. 27, 1913. — Vgl. auch die Anmerkung auf Seite 281 dieses Bandes.

dieses als solches erkannt und hartnäckig verfolgt. Während ein normales Meerschweinchen-Weibchen den fremden Ankömmling nicht beriecht, tut es das maskulierte Tier in typisch männlicher Weise: es beriecht das Weibchen an den Geschlechtsteilen und folgt ihm unaufhörlich auf der Spur. Man sieht dabei dasselbe Bild, wie man es bei der Verfolgung des brünstigen Weibchens durch das normale Männchen beobachten kann: das brünstige Weibchen sucht sich dem Aufsprung des maskulierten Tieres durch die Flucht zu entziehen und geht im Kreise an der Peripherie des Stalles herum, stets vom Angreifer gefolgt. Das maskulierte Tier zeigt dabei starke sexuelle Erregung; man hört von ihm beinahe bei jeder Prüfung, auch mit einem nicht brünstigen Weibchen, den gurgelnden Ton, den das normale Männchen nur bei grosser sexueller Erregung, durchaus nicht bei jeder sexuellen Annäherung an das Weibchen ertönen lässt. Die Erotisierung des Nervensystems kann somit beim maskulierten Weibchen noch stärker ausgesprochen sein als beim normalen Männchen. Es kann auch in dieser Beziehung eine Hypermaskulierung zustandekommen. Das Verhältnis zwischen dem maskulierten Weibchen und einem normalen Männchen ist wie zwischen Männchen. Wenn man ein normales Männchen zu einem maskulierten Weibchen in den Käfig setzt, so erkennen sich die beiden als Rivalen, das maskulierte Tier rüstet sich wie das normale Männchen zum Angriff und setzt sich zur Wehr[1]). Auch Sand hat in einer Anzahl von Versuchen an Ratten, die in ganz systematischer Weise durchgeführt wurden, feststellen können, dass das psycho-sexuelle Verhalten der weiblichen Tiere durch die implantierte männliche Geschlechtsdrüse beeinflusst wird. Es ergibt sich somit, dass die Maskulierung, wie die Feminierung, sich in gleicher Weise auf die körperlichen Geschlechtsmerkmale wie auf das psycho-sexuelle Verhalten erstreckt.

Die Körpertemperatur des maskulierten Weibchens

[1]) Ich habe Gelegenheit gehabt, mich an den Versuchstieren von Steinach von dem hier beschriebenen Verhalten des maskulierten Meerschweinchens zu überzeugen.

scheint durch die männliche Pubertätsdrüse nicht beeinflusst zu werden[1]).

Wir haben in früheren Kapiteln gesehen, dass innerhalb gewisser Grenzen und unter der Voraussetzung, dass das zu bewirkende Substrat die nötige Plastizität besitzt, der Grad der innersekretorischen Wirkung bestimmt wird durch die Menge der Pubertätsdrüsenzellen. Es ist von vornherein zu erwarten, dass dasselbe auch in Versuchen der Fall sein werde, in denen die Pubertätsdrüse in einem andersgeschlechtlichen Organismus zur Wirksamkeit gelangt. Im Abschnitt über die Feminierung, ebenso in dem vorliegenden Abschnitt über die Maskulierung von Säugetieren haben wir denn auch mehrmals Gelegenheit gehabt, Ergebnisse zu erwähnen, die darauf hinwiesen, dass der Grad der Feminierung und Maskulierung von dem Entwicklungsgrad der Pubertätsdrüse oder von der Menge der Pubertätsdrüsenzellen abhängig ist. So konnte Steinach feststellen, dass die Brustdrüsen des feminierten Männchens den höchsten Grad der Entwicklung erreichen können, den dieses Substrat überhaupt zu erreichen vermag. Diese Hyperfeminierung wird von Steinach darauf zurückgeführt, dass es in dem transplantierten Ovarium zu einer vermehrten Follikelatresie und damit zu einer Vermehrung der Pubertätsdrüsenzellen kommt. Wir haben ferner gesehen, dass beim erfolgreich maskulierten Meerschweinchen, bei dem ich die Clitoris-Hypertrophie festgestellt habe, das psycho-sexuelle Verhalten auf eine vermehrte Wirkung der männlichen Pubertätsdrüse hinwies. Da die Zwischenzellen im transplantierten Hoden sehr häufig vermehrt sind, so ist es sehr naheliegend, anzunehmen, dass die Hypermaskulierung in diesem Falle durch eine Hypertrophie des Zwischengewebes bedingt war. Weniger überzeugend scheint mir, wegen der normalerweise vorkommenden Schwankungen, die Gegenüberstellung von Körpergrösse und Entwicklungsgrad der Pubertätsdrüse zu sein. Eine sehr gute Gegenüberstellung von Wirkungsstärke und Menge der innersekretorisch wirksamen Zellen gestatten die Maskulierungsversuche von Sand an Ratten. Die Ergebnisse

[1]) Lipschütz, Ueber die Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Pubertätsdrüse. Pflügers Archiv, B. 168, 1917. Vgl. auch S. 284 u. 285.

der Versuche von Sand sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt [1]).

Gruppe	Zahl der Versuche	Verhalten des transplantierten Hodens	Verhalten der Versuchstiere	Grad der Maskulierung
I	2	*a)* 0 Spermatogonien + Sertoli'sche Zellen 0 Leydig'sche Zellen	Kastratentypus	0
		b) + Spermatogonien + + Gut erhaltene Sertoli'sche Zellen 0 Leydig'sche Zellen	Kastratentypus	0
II	3	0 oder vereinzelte Spermatogonien + z. Teil degenerierte Sertoli'sche Zellen + spärliche Leydig'sche Zellen	Clitoris-Hypertrophie gering Psycho-sexuell: weiblicher Kastrat bezw. schwach männlich erotisiert	+ schwach
III	3	0 vereinzelte Spermatogonien + zum Teil degenerierte Sertoli'sche Zellen + + + Stark vermehrte Leydig'sche Zellen	Clitoris-Hypertrophie stärker bezw. sehr stark Psycho-sexuell: stark männlich erotisiert	+ + stark

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, behält das kastrierte Weibchen den Kastratentypus bei, wenn im implantieren Hoden die Leydig'schen Zellen zugrundegehen (Gruppe I). In der Gruppe II, wo spärliche Leydig'sche Zellen in den transplantierten Hoden vorhanden waren, konnte eine schwache innersekretorische Wirkung festgestellt werden. In der Gruppe III, wo die Leydig'schen Zellen stark vermehrt waren, war die maskulierende Wirkung des Hodens stark ausgesprochen. Wir haben schon in einem früheren Kapitel gesehen, dass die Sertoli'schen Zellen nicht imstande sind, die innersekretorische Funktion des Hodens zu besorgen; das geht auch aus den hier besprochenen Versuchen hervor: in der nega-

[1]) Sand, Experimentelle Studier etc. Vgl. die Tabellen von Sand auf S. 90, 91 und 202 bis 207.

tiven Gruppe I waren die Sertoli'schen Zellen gut erhalten, während sie in den positiven Gruppen II und III zum Teil degeneriert waren. Auch der spermatogene Teil des Hodens kann diese Funktion nicht besorgen: spärliche Mengen von Spermatogonien waren in sämtlichen Gruppen vertreten. Nach alledem muss auch aus den Befunden von Sand geschlossen werden, dass bei der Maskulierung die Leydig'schen Zellen die innersekretorisch wirksamen Elemente des Hodens oder die Pubertätsdrüsenzellen sind und dass der Grad der maskulierenden Wirkung des Hodens innerhalb gewisser Grenzen bestimmt wird durch den Grad, den die Pubertätsdrüse des Transplantats in ihrer Ausbildung erreicht.

* * *

Im Anschluss an die Versuche von Steinach an Ratten und Meerschweinchen hat Brandes den Versuch gemacht, Damhirsche zu feminieren und zu maskulieren. Beim Damhirsch sind die Geschlechtsmerkmale auffallender als bei den kleinen Nagern: die Männchen sind hier vor den Weibchen durch das Geweih ausgezeichnet. Da die Ausbildung des Geweihes bei dem im Sommer geborenen Hirsch erst im Frühjahr beginnt, so brauchen die Versuche nicht an so jungen Tieren ausgeführt zu werden, wie das bei Ratten und Meerschweinchen der Fall ist. Die Heilung verlief gut und nach wenigen Wochen konnten die Tiere wieder in das Gehege zu den anderen Damhirschen herausgelassen werden. Nach einiger Zeit fiel bei dem maskulierten Weibchen das stärkere Wachstum des Kehlkopfes und die selbstbewusstere Haltung auf. Das Tier zeigte den Adamsapfel, der normalerweise nur dem Männchen eigen ist. Das maskulierte Weibchen fing auch zu springen an, wie es sonst nur die Hirsche tun. Es konnten beim maskulierten Weibchen in der Tiefe der Haare auch deutliche Ansätze zu einem Geweih auf den Stirnbeinen festgestellt werden[1]. Ein eingehenderer Bericht über die Versuche von Brandes ist leider, wie schon erwähnt, noch nicht erfolgt. Jedenfalls aber bestätigen auch schon die kurzen von ihm gemachten Angaben vollkommen die Befunde von Steinach an Ratten und Meerschweinchen.

[1]) Ueber das Verhalten des feminierten Damhirsches vgl. S. 273.

Die Feminierungs- und Maskulierungsversuche lassen keinen Zweifel mehr darüber bestehen, dass die Wirkungen der Pubertätsdrüse geschlechtsspezifisch sind. Die männliche und weibliche Pubertätsdrüse können an ein und demselben Organ eine verschiedene Reaktion auslösen. Wir haben beispielsweise gesehen, dass die Schwellkörper des Clitoris bezw. des Penis durch die männliche Pubertätsdrüse zum Wachstum angeregt, durch die weibliche Pubertätsdrüse dagegen in ihrem Wachstum gehemmt werden.

Die Kastrationsversuche haben ergeben, dass der männliche und der weibliche Typus nach Entfernung der Geschlechtsdrüsen einer asexuellen Form angenähert werden. Die Feminierungs- und Maskulierungsversuche wieder ergeben, dass der Kastrat, der auf dem Wege zur asexuellen Form ist, durch Implantation von Geschlechtsdrüsen demjenigen Geschlecht zugeführt wird, welchem die implantierte Geschlechtsdrüse angehört. Es ist klar, dass diese Befunde in ausserordentlichem Masse die Annahme stützen müssen, dass ein asexuelles Soma, eine asexuelle Embryonalform vorhanden ist, die — je nachdem es zur Differenzierung einer männlichen oder einer weiblichen Pubertätsdrüse gekommen ist — durch die teils fördernden, teils hemmenden Einflüsse der Pubertätsdrüse dem männlichen oder dem weiblichen Typus zugeführt wird.

2. *Versuche an Hühnervögeln.*

Goodale und Pézard haben gezeigt, dass Hennen nach der Kastration ein Federkleid annehmen, das demjenigen des Hahnes sehr ähnlich ist (Abb. 28 u. 30 auf S. 54 u. 56). Auch die Sporen, die ein charakteristisches Merkmal des Hahnes sind, kommen bei der kastrierten Henne zum Vorschein. Auf der anderen Seite wird das Federkleid des Hahnes durch die Kastration kaum abgeändert und die Sporen bleiben erhalten. Goodale hat ferner gezeigt, dass auch die Ente nach der Kastration ein männliches Federkleid annimmt. Wir haben diese Beziehungen in dem Sinne gedeutet, dass auch bei den Hühnervögeln eine gemeinsame asexuelle Embryonalform vorhanden ist, die

durch die Wirkung der weiblichen oder männlichen Pubertätsdrüse umgestaltet wird, wobei das Federkleid und die Sporen durch die männliche Pubertätsdrüse wenig oder gar nicht abgeändert werden, während sie durch die weibliche Pubertätsdrüse in ihrer Entwicklung gehemmt werden. Auch hier machen wir also die Voraussetzung, dass die Geschlechtsdrüsen geschlechtsspezifisch wirken.

Die Richtigkeit dieser Deutung ist in Feminierungsversuchen von Goodale am Hahn und am Erpel erwiesen worden. Goodale[1])



Abb. 120.
Feminierter junger Hahn. Das Gefieder ist weiblich. Nach einer Photographie von Goodale.

kastrierte ein 24 Tage altes Hähnchen der braunen Leghorn-Rasse und implantierte ihm die Ovarien von zwei Brutschwestern. Die Ovarien wurden in Stücke geschnitten und in die Abdominalhöhle versenkt, ohne dass die Stücke durch Nähte an bestimmten Stellen fixiert wurden. Jugendliche Hähnchen sind bei der braunen Leghorn-Rasse im Gefieder sehr ähnlich; später kommt beim normalen Hahn das charakteristische männliche Federkleid zum Vorschein. Auch der Kapaun, der einfach kastrierte Hahn, besitzt, wie wir gesehen haben, ein prächtiges Federkleid. Der kastrierte Hahn aber,

[1]) Goodale, A feminized Cockerel. Science, XLI, 1914, S. 594, und ausführlich im Journal of experimental Zoology, B. 20, 1916.

dem Ovarialgewebe implantiert wurde, bekam nicht das männliche Federkleid, sondern er glich im Aussehen seinen Brutschwestern (Abb. 124). Er war ihnen so ähnlich, dass erfahrene Geflügelzüchter, denen das Tier gezeigt wurde, es alle für ein junges Huhn hielten. Auch die Sporen, die der Kapaun sonst beibehält, wurden beim Kapaun, dem Ovarien implantiert wurden, in ihrem Wachstum gehemmt. Im nächsten Frühling machten sich manche Anzeichen dafür bemerkbar, dass die Wirkung des implantierten Ovariums unvollständig war oder nachzulassen begonnen hatte; ich halte es für wahrscheinlicher, dass auch kleine Stückchen von Hoden sich regeneriert hatten und zu wirken anfingen. Man hatte das Tier mehrere Male krähen gehört. Es wurden auch Tretversuche beobachtet. Dann kamen Sporen zum Vorschein, die einen Zoll lang wurden. Das Gefieder blieb jedoch, mit einigen Abweichungen, weiblich. Die Grösse des Tieres entsprach nicht derjenigen einer Henne, sondern eines Hahnes; das feminierte Tier war vielleicht noch grösser als ein Hahn. Ende Juli, über ein Jahr nach der Operation, wurde das Tier getötet. Die Sektion ergab, dass Ovarialgewebe an vielen Stellen in der Bauchhöhle zur Anheilung gekommen war.

Goodale hat seine Untersuchungen fortgesetzt und er hat in mehreren weiteren Fällen eine Feminierung von Hähnen erzielt. Die feminierten Hähne glichen in ihrem Aussehen dem beschriebenen Tier[1]), wenn auch die einzelnen Versuchstiere in ihrem Verhalten voneinander abwichen. So hebt Goodale in seiner letzten Arbeit hervor, dass die Sporen sich bei den feminierten Tieren gut entwickelten, während bei dem ersten Versuchstier eine Hemmung, wenn auch nicht eine vollständige Unterdrückung des Sporenwachstums zu beobachten war. In der Körpergrösse glichen die Versuchstiere gleichaltrigen männlichen Tieren. Während manche Versuchstiere überhaupt keine sexuellen Instinkte zeigten, wiesen wieder andere ungefähr dasselbe psycho-sexuelle Verhalten auf wie normale Hähne. Bei der Beurteilung des abweichenden Verhal-

[1]) Goodale, l. c. Anmerkung auf S. 421; namentlich aber Goodale Feminized male birds. Genetics, Vol. 3, 1918.

tens der Tiere in den einzelnen Versuchen muss jedoch stets im Auge behalten werden, dass das Ergebnis durch eine Regeneration von unbemerkt zurückgebliebenem Hodengewebe getrübt werden kann. Namentlich einige Versuche, die Pézard ausgeführt hat, sprechen dafür.

Pézard[1]) berichtet über Versuche, kastrierte Hähnchen zu feminieren und kastrierte Hühnchen zu maskulieren. Bei dem feminierten Hähnchen kam es nur zu einer Verlangsamung im Wachstum der Sporen. Der Kamm und das Gefieder blieben männlich. Die nach der Operation geschwundenen sexuellen Instinkte kehrten später wieder. Bei der Autopsie erwies es sich, dass die Kastration des Hähnchens unvollständig war. Aber das verlangsamte Wachstum der Sporen könnte darauf hinweisen, dass auch das implantierte Ovarium im männlichen Organismus zur Wirkung gelangt war und dass es feminierend wirkte. Auch in den Maskulierungsversuchen von Pézard erwies sich die Kastration als unvollständig. Die zwei Hühnchen, denen Hoden implantiert wurden, hatten weibliches Gefieder; Sporen entwickelten sich nicht. Aber die implantierten Hoden kamen im weiblichen Organismus zur Wirkung: bei einem Tiere entwickelte sich der Kamm viel stärker als bei einem normalen oder einem kastrierten Weibchen. Die Wachstumskurve des Kammes erinnerte in diesem Falle an diejenige eines normalen Hahnes. Foges hat lange vor Pézard eine ähnliche Beobachtung gemacht; der damalige Stand unserer Kenntnisse von der innersekretorischen Wirkung der Geschlechtsdrüsen gestattete es jedoch nicht, das Ergebnis seiner Versuche richtig zu beurteilen. Foges[2]) versuchte, Hoden in zwei junge Hennen zu implantieren. Er gibt nicht an, ob es sich um kastrierte oder um normale Hennen gehandelt hat. Wohl das letztere ist der Fall, woraus sich erklären dürfte, dass in seinen Versuchen, wie in denjenigen von Pézard, nur eine Beeinflussung des Kammes und der Bartlappen stattfand. Die Kämme und Bartlappen waren so kräftig entwickelt, dass man

[1]) Pézard, Le conditionnement... Paris 1918. Vgl. S. 147—152.

[2]) Foges, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Pflügers Archiv, B. 93, 1903. Vgl. namentlich S. 53 u. 54.

die Tiere nach diesem Merkmal für Hähne hätte halten können. Bei der Sektion war bei dem einen Tier das Transplantat nicht mehr aufzufinden, bei dem anderen Tier waren im Transplantat keine Spermatozoen nachzuweisen. Foges nahm darum damals an, dass es sich um Fälle von Arrhenoidie handle. Da nun, wie wir jetzt wissen, die innersekretorische Wirkung des Hodens, jedenfalls bei den Säugetieren, nicht von dem spermatogenen Anteil ausgeht, könnte man versucht sein, den Befund von Foges in dem Sinne zu deuten, dass das Wachstum des Kammes und der Bartlappen durch eine innersekretorische Wirkung des implantierten Hodens bedingt war. Foges hat später selbst an diesen Zusammenhang gedacht[1]).

In den Feminierungsversuchen an Erpeln, die Goodale ausgeführt hat, fielen von vier Versuchen drei erfolgreich aus. Das Federkleid der Versuchstiere glich demjenigen von normalen Enten, wenn auch einzelne Federn männlichen Charakter hatten. Deutlich zeigte sich die Feminierung namentlich am Kopf und am Hals. Die Locke, die an den Schwanzfedern beim normalen und kastrierten Erpel zu sehen ist, bei der normalen Ente dagegen fehlt (vgl. Abb. 31 bis 33), fehlte auch bei den feminierten Tieren, obwohl die Federn selbst vorhanden waren; sie waren aber nicht schwarz wie beim normalen Erpel, sondern braun und braungelb. Bei zwei Versuchstieren war auch das psycho-sexuelle Verhalten durch die Ovarienimplantation beeinflusst worden. Während kastrierte Erpel ihre Stimme beibehalten, war das Quaken bei zwei feminierten Tieren nicht männlich, sondern es nahm eine Mittelstellung zwischen männlich und weiblich ein: es war ein „gebrochenes Quaken" (broken quack), wie Goodale sagt.

Wenn auch in den einzelnen Versuchen, welche die Autoren an Hühnervögeln ausgeführt haben, die Ergebnisse mehr oder weniger von einander abweichen, so zeigen uns diese Versuche doch mit aller Deutlichkeit, dass auch hier Hoden und Ovarium geschlechtsspezifisch wirken.

---

[1]) Foges, Keimdrüsen. In Jauregg und Bayer, Lehrbuch der Organotherapie, Leipzig 1914. S. 383 u. 384. — Vgl. dagegen Kap. IV, B.

3. Versuche an Schmetterlingen.

Meisenheimer[1]) und Kopeć[2]) haben versucht, die Geschlechtsmerkmale von Schmetterlingen durch Transplantation von heterosexuellen Geschlechtsdrüsen nach vorheriger Kastration des Wirtes zu beeinflussen. Meisenheimer arbeitete mit männlichen Lymantria dispar und nahm die Operation bei der Raupe vor. Die transplantierten Ovarien heilten an und entwickelten sich im männlichen Körper in ganz normaler Weise. Niemals wurden jedoch die Geschlechtsmerkmale durch die andersgeschlechtliche Drüse beeinflusst: Vasa deferentia, Samenblasen, Nebendrüsen, Ductus ejaculatorius und Kopulationsorgan waren stets normal ausgebildet. Kopeć transplantierte in kastrierte Dispar-Männchen und Weibchen mehrere Ovarien bezw. Hoden, wobei er noch frühere Entwicklungsstadien der Raupe (gleich nach der ersten Häutung) benutzte als Meisenheimer. Auch wiederholte er bei fortschreitendem Wachstum der Versuchstiere die Transplantation noch ein- oder zweimal. Die Transplantate heilten an; die Hoden hypertrophierten sogar. Ihr histologischer Bau war demjenigen von normalen Hoden gleich. Auch in den Versuchen von Kopeć konnte ein Einfluss der transplantierten andersgeschlechtlichen Drüsen auf die Geschlechtsmerkmale des Wirtes niemals festgestellt werden. Kopeć injizierte auch kastrierten Raupen Blut oder einen Brei aus den Gonaden vom anderen Geschlecht. Obwohl sehr grosse Mengen injiziert wurden, konnte ein Einfluss auf den Geschlechtsapparat der Tiere niemals festgestellt werden.

Gegenüber allen diesen Versuchen könnten natürlich dieselben Einwände gemacht werden, wie gegenüber den Kastrationsversuchen an Schmetterlingen: es ist möglich, dass die Kastration zu spät vorgenommen wurde, dass die Kastration nicht vollständig war und dass die Pubertätsdrüsenzellen und Keimzellen bei manchen Arthropoden örtlich getrennt liegen.

---

[1]) Meisenheimer, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Jena 1909.

[2]) Kopeć, Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech., B. 33, 1912.

VII. Kapitel.

Die Darstellung des inneren Sekrets der Pubertätsdrüsen.

Blüte edelsten Gemütes
Ist die Rücksicht — doch zu Zeiten
Sind erfrischend wie Gewitter
Gold'ne Rücksichtslosigkeiten.

Theodor Storm.

A. Extrakte aus der ganzen Geschlechtsdrüse.

Im III. Kapitel dieses Buches haben wir der grossen prinzipiellen Bedeutung gedacht, welche den Versuchen zukommt, die Wirkung der Geschlechtsdrüsen durch Injektion von Geschlechtsdrüsensubstanz zu ersetzen. Wir dürfen niemals vergessen, dass nicht nur die Lehre von der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen, sondern auch die ganze Lehre von der inneren Sekretion in ihrer heutigen Gestalt durch die Versuche von Brown-Séquard mit Hodenextrakten eingeleitet wurde. Der genial konzipierte Gedanke von Brown-Séquard[1]), dass eine Drüse durch Vermittlung spezifischer Stoffe, welche in den Kreislauf gelangen, die anderen Organe und den Stoffwechsel des Organismus in spezifischer Weise zu beeinflussen vermag, ergriff in Wahrheit nur einen Spezialfall des Stoffwechsels schlechtweg im vielzelligen Organismus und dieser Gedanke war in seiner Offensichtlichkeit so einfach, so wenig von mystischem Beiwerk umhangen, dass der experimentenhungrige Naturforscher und Arzt diesem Gedanken nicht die gebührende Aufmerksamkeit ge-

[1]) Ueber den Anteil von Brown-Séquard an der Begründung der Lehre von der inneren Sekretion vgl. die Ausführungen von Gley, Les sécrétions internes. Paris 1914 (Baillièrs et fils). Namentlich S. 22.

schenkt hätte, wenn ihm nicht von vornherein ein experimentelles Mäntelchen umgehängt worden wäre. So konnte es kommen, dass der richtige Gedanke — wie so häufig in der Geschichte der Wissenschaft — sich durch ein falsches Experiment die Bahn im Denken der Biologen und Aerzte brach. Denn im Einzelnen ist die wissenschaftliche Welt über die Versuche von Brown-Séquard hinweggegangen.

Es lag jedoch im Wesen der Lehre von der inneren Sekretion, dass die Forschung sich immer wieder bemühen musste, mit Hilfe verschiedener Methoden die wirksamen chemischen Stoffe aus den Geschlechtsdrüsen darzustellen, auch wenn man sich dessen bewusst war, dass es sich zunächst nicht um eine Charakterisierung dieser Stoffe durch die Elementaranalyse oder gar um die Ermittlung ihrer chemischen Konstitution handeln könne, sondern nur um ihre mehr oder weniger vollständige Isolierung aus der Substanz der Geschlechtsdrüsen. Wie sehr mussten die grossen Erfolge der Therapie mit Schilddrüsen-Präparaten und die Erkenntnisse über das Adrenalin zu Untersuchungen in dieser Richtung ermuntern! Ueberblickt man nun aber das Ergebnis der Versuche, die darauf ausgegangen waren, die Wirkungen der Geschlechtsdrüse bei den Säugetieren durch Extrakte aus der Drüse zu ersetzen, so wird man gestehen müssen, dass der grosse Aufwand an Kraft entsprechende Resultate hier nicht gezeitigt hat. Eine ganze Reihe von Wirkungen ist beschrieben worden — Wirkungen auf das Nervensystem, auf den Kreislauf, auf den Stoffwechsel, auf die Geschlechtsmerkmale. Aber die Befunde der einzelnen Untersucher sind sehr widerspruchsvoll. Das ist auch leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass die chemische Natur der Extrakte verschieden sein muss je nach der Art und Weise ihrer Gewinnung. Die Befunde der Autoren gehen so weit auseinander, dass, wo der eine Untersucher Blutdrucksteigerung feststellt, der andere Blutdrucksenkung findet. Eine eingehende Kritik dieser Versuche, wie sie Biedl[1]) in seinem Buche vorgenommen hat, macht es sehr wahrscheinlich, dass die Wirkungen der Geschlechtsdrüsenextrakte, die manche als spezifische Wirkungen auffassen, häufig nur Wirkungen sind, wie

[1]) Biedl, Innere Sekretion. 2. Aufl. Vgl. S. 292 des II. Teiles.

man sie auch mit Extrakten aus anderen Organen erhält. Das Extrakt ist das Ergebnis eingreifender chemischer Operationen, und es ist von vornherein anzunehmen, dass in das Extrakt Abbauprodukte von Organeiweiss übergehen. Es ist bekannt, dass den Eiweiss-Abbauprodukten eine ganze Reihe von toxischen Wirkungen auf den Organismus zukommt. Diese Abbauprodukte aber sind nicht für irgend einen Eiweißstoff, sondern für die Eiweissstoffe schlechtweg charakteristisch. Das harte Urteil, das Gley über die Versuche gefällt hat, die sich mit den Wirkungen von Organextrakten überhaupt beschäftigen, gilt wohl auch für die Versuche mit Extrakten aus den Geschlechtsdrüsen: „presque tous les travaux faits depuis quinze ans sur cette question l'ont été avec une méthode, non pas absolument défectueuse, mais incomplète, donc insuffisante"[1]).

Es soll natürlich nicht bestritten werden, dass man mit Extrakten aus der Geschlechtsdrüse auch spezifische Wirkungen erzielen kann, welche die Geschlechtsdrüsen im Organismus ausüben, wie namentlich die im III. Kapitel besprochenen Versuche am Frosch uns zeigen. Auch bei Vögeln und Säugetieren können einzelne spezifische Wirkungen der Geschlechtsdrüsen durch Injektion von Geschlechtsdrüsen-Extrakten hervorgerufen werden. So kehren z. B. nach Pézard beim kastrierten Hahn die Turgeszenz des Kammes und die geschwundenen Aeusserungen des sexuellen Instinktes wieder, wenn man den Tieren Hodensubstanz injiziert. Wir werden unten auch über erfolgreiche Injektionsversuche von Ancel und Bouin an Meerschweinchen, von Herrmann an Kaninchen zu berichten haben. Aber der Umstand, dass sich ganz andere Befunde ergeben, wenn man bei der Bereitung des Extraktes anders verfährt, beweist zur Genüge, dass man in der Beurteilung der Wirkungen von Extrakten äusserst vorsichtig sein muss. Man kann tatsächlich kaum einen unliebsameren Eindruck gewinnen als von der Lektüre über die einander widersprechenden Ergebnisse der verschiedenen Autoren in Versuchen mit Extrakten aus

[1]) Gley, Les sécrétions internes. Paris 1918. — „Beinahe alle Arbeiten, die über diese Frage seit fünfzehn Jahren ausgeführt wurden, beruhen auf einer Methode, die zwar nicht absolut mangelhaft, aber unvollständig und darum ungenügend ist." Vgl. S. 43.

Hoden, Ovarien, Plazenta und Fœtus[1]). Vor allem darf niemals die folgende Regel ausser acht gelassen werden: Ein Versuch, die Wirkungen der Geschlechtsdrüsen durch die Injektion von Extrakten zu studieren, kann nur dann Anspruch auf wissenschaftlichen Wert erheben, wenn ihm Kontrollversuche mit Extrakten aus anderen Organen gegenüberstehen, wobei diese Extrakte nach genau demselben Verfahren hergestellt werden müssen. Aber auch bei Einhaltung dieses Grundsatzes kann den Injektionsversuchen nur eine beschränkte Bedeutung zukommen, wenn es sich darum handelt, die Wirkungen der Geschlechtsdrüsen in ihren Einzelheiten zu verfolgen. Denn in den Extrakt geht stets nur ein Teil der Stoffe über, die normalerweise mit dem inneren Sekret der Pubertätsdrüse in den Kreislauf gelangen, und es ist sehr unwahrscheinlich, dass die mannigfaltigen Wirkungen der Pubertätsdrüsen auf einen oder einige wenige Stoffe zurückzuführen sind; in der gleichen Weise, wie man die Wirkungen der Nebennieren nicht allein durch die Produktion von Adrenalin charakterisieren kann. Auch können wir natürlich nicht die quantitativen und zeitlichen Verhältnisse der Organwirkung, gewissermassen den Rhythmus derselben nachahmen. Es unterliegt aber gar keinem Zweifel, dass der normale Rhythmus in der Tätigkeit der Drüsen mit innerer Sekretion für den Ablauf der Erscheinungen im Organismus von der grössten Bedeutung sein muss; wir haben keine Veranlassung, anzunehmen, dass die Wirkungen der Substanzen, durch deren Vermittlung ein Organ auf das andere wirkt, nicht den allgemeinen Gesetzen der Reizphysiologie gehorchen. Das quantitative und zeitliche Moment ist in der Frage der inneren Sekretion bisher allerdings so gut wie ganz unberücksichtigt geblieben. Wenn wir einstweilen auch nur geringe Handhaben besitzen, das Problem von dieser Seite in Angriff zu nehmen, so dürfen wir jedoch niemals vergessen, dass das Problem eine quantitative und zeitliche Seite hat; wir haben im Verlaufe unserer Darstellung schon mehrmals die Gelegenheit gehabt, uns zu überzeugen, wie tief das Quantitative in das Problem der inneren

[1]) Vgl. namentlich die Kritik, die Gley hier geübt hat. Gley, l. c. p. 42 u. ff.

Sekretion der Geschlechtsdrüse eingreift. Diese Erkenntnis muss uns daran mahnen, Vorsicht in unseren allgemeinen Schlüssen zu üben.

B. Extrakte aus den einzelnen Teilen der Geschlechtsdrüse.

Noch komplizierter werden alle diese Verhältnisse, wenn man die neuen Erkenntnisse über die spezifische Bedeutung der einzelnen geweblichen Anteile der Geschlechtsdrüse bei Injektionsversuchen berücksichtigen will. Auch hier darf natürlich nicht bestritten werden, dass es sehr wohl möglich ist, dass man mit Extrakten aus den einzelnen geweblichen Anteilen spezifische Wirkungen erziele, welche diesem Anteil des Organs auf Grund anderer Untersuchungen zuerkannt worden sind. Aber allein für sich können die Injektionsversuche nicht einen vollgiltigen Beweis liefern, wenn nicht Kontrollversuche mit anderen Organen vorliegen.

Im Folgenden werden wir einige Versuche besprechen, mit denen der Zweck verfolgt wurde, die spezifischen Wirkungen der Pubertätsdrüsen zu erzielen durch Injektion von Extrakten aus demjenigen Anteil der Geschlechtsdrüsen, der als Pubertätsdrüse in Betracht kommt. Auch gegenüber diesen Injektionsversuchen mit isolierter Pubertätsdrüse ist der Einwand möglich, dass vielleicht auch Extrakte aus anderen Organen dieselbe Wirkung hervorrufen können. Die Versuche, über die im 1. Abschnitt berichtet wird, sind leider nicht von Kontrollversuchen mit Extrakten aus anderen Organen begleitet gewesen.

1. Injektionsversuche mit männlicher Pubertätsdrüse.

Solche Versuche haben Ancel und Bouin an Meerschweinchen, Pézard an Hähnen ausgeführt.

Einen ersten Versuch haben Ancel und Bouin[1]) an 9 männlichen Meerschweinchen gemacht, die 2 bis 4 Wochen alt waren. Die Tiere wurden in drei Gruppen geteilt: die erste Gruppe wurde normal belassen, die zweite Gruppe wurde kastriert, die Tiere der dritten Gruppe wurden ebenfalls kastriert, bekamen aber alle zwei Tage

[1]) Ancel et Bouin, Action de l'extrait de la glande interstitielle du testicule sur le développement du squelette et des organes génitaux. C. r. Acad. Sc., t. 142, 1906, p. 232.

subkutane Injektionen von 1 ccm eines Extraktes aus interstitieller Drüse. Das Extrakt wurde hergestellt, indem kryptorche Hoden von grösseren Säugetieren mit Glyzerin und Wasser behandelt wurden. Jeder einzelne Hoden, der zur Herstellung des Extraktes verwendet wurde, wurde zunächst mikroskopisch untersucht. Es wurden nur Hoden benutzt, in welchen das spermatogene Gewebe vollständig geschwunden war und die eine gut entwickelte interstitielle Drüse enthielten. Der Versuch wurde 9 Monate fortgesetzt. Das Ergebnis ist zum Teil in der folgenden Tabelle zusammengefasst:

	Normaltiere			Kastraten			Injektionstiere		
	Nr. 1	Nr. 2	Nr 3	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3
Penis { Länge cm	3,7	3,7	3,8	2,2	2,0	2,0	3,2	3,0	3,4
Penis { Gewicht g	0,55	0,60	0,60	0,20	0,15	0,18	0,40	0,35	0,50
Samenblasen, Länge cm	5,5	6 00	6,00	1,40	1,20	1,30	3,20	2,50	5,00

Die Tabelle zeigt sehr deutlich, dass der Penis und die Samenblasen bei den Kastraten in ihrer Ausbildung stark zurückblieben, dass diese Organe aber unter dem Einfluss der fortgesetzten Injektion von interstitieller Drüse in ihrer Ausbildung sehr weitgehend gefördert wurden. Die Länge der Samenblasen ist bei den injizierten Tieren im Durchschnitt etwa dreimal so gross als bei den Kastraten. Aehnlich verhält es sich mit dem Gewicht des Penis. Die Maße des Penis nähern sich bei den injizierten Tieren den Maßen der Normaltiere.

Ancel und Bouin haben auch die Länge des Femurs, der Tibia und des Nasenbeines bei den drei Gruppen gemessen. Sie berichten, dass die Länge der Knochen bei den Kastraten grösser ist als bei den Normaltieren, während die Maße bei den Injektionstieren ungefähr denjenigen der Normaltiere gleichen. Aber die von den Autoren festgestellten Differenzen sind zu gering, um berücksichtigt werden zu können. Dasselbe muss auch über einen anderen Versuch gesagt werden, den Ancel und Bouin ausgeführt haben, um den Einfluss der männlichen Pubertätsdrüse auf das Körpergewicht beim Meerschweinchen zu untersuchen. Dieser

Versuch[1]) wurde an 12 jugendlichen männlichen Meerschweinchen ausgeführt. 4 Tiere wurden normal belassen und dienten als Kontrolltiere, 4 wurden kastriert, 4 weitere wurden ebenfalls kastriert, bekamen aber im Laufe von etwa drei Monaten alle zwei Tage eine subkutane Injektion eines Extrakts von interstitieller Drüse. Die Tiere wurden alle unter gleichen Versuchsbedingungen gehalten und alle acht bis zehn Tage gewogen. Zu Beginn des Versuches wog ein Tier einer jeden Gruppe im Durchschnitt etwa 200 g, zu Ende des Versuches wogen die normalen Tiere im Durchschnitt 320 g, die Kastraten 266 g und die injizierten Tiere 306 g. Da keines der Tiere im Verlaufe des Versuches krank war, so wollen Ancel und Bouin das Ergebnis in dem Sinne deuten, dass unter dem Einfluss der Kastration eine Verlangsamung des Wachstums eintritt[2]), die sich durch Injektion von interstitieller Drüse beheben lässt. Man kann nicht behaupten, dass dieser Versuch von Ancel und Bouin viel Ueberzeugungskraft besitzt. Die Gewichtsunterschiede bei den drei Gruppen von Meerschweinchen scheinen mir nicht gross genug.

Ein Injektionsversuch von Pézard[3]) wurde an jugendlichen Hähnen ausgeführt. Zwei Hähnchen wurden kastriert. Sie wiesen nach zwei Monaten die Zeichen des Kastraten auf. Nun wurden dem einen Hahn zweimal wöchentlich 5 ccm, später 10 ccm eines Extraktes aus kryptorchen Schweinehoden intraperitoneal injiziert. Die Injektionen wurden etwa fünf Monate fortgesetzt. Die Länge des Kammes

---

[1]) Ancel et Bouin, Sur l'effet des injections d'extrait de glande interstitielle du testicule sur la croissance. C. r. Acad. Sc., t. 142, 1906, p. 298.

[2]) Später, wenn die Tiere ein Gewicht von 400 bis 450 g erreicht haben, nimmt, nach Ancel und Bouin, der Kastrat stärker an Gewicht zu als das normale Tier. Das liegt daran, dass der Kastrat mehr Fett anhäuft als das normale Tier. Aus diesem Grunde haben Ancel und Bouin ihre Versuche nur auf die ersten Lebensmonate beschränkt. Die Frage, wie das Körpergewicht auf die Kastration reagiert, halte ich für sehr kompliziert. Das Körpergewicht ist die Resultante sehr verschiedenartiger Momente, wie der Ausbildung des Skeletts, der Muskeln, der inneren Organe und des Fettgewebes. Jedes einzelne dieser Merkmale kann in verschiedener Weise auf den Ausfall der Pubertätsdrüse reagieren, die Merkmale können sich aber auch gegenseitig beeinflussen.

[3]) Pézard, Sur la détermination des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés. C. r. Acad. Sc., t. 153, 1911, p. 1027. Vgl. S. 1029.

nahm beim injizierten Kastraten stärker zu als beim zweiten Kastraten. Der Kamm und die Bartlappen wurden dick, blutreich und erigierbar. Als die Injektionen eingestellt wurden, nahm die Länge des Kammes sehr beträchtlich ab, um im Laufe von etwa 2½ Monaten wieder so kurz zu werden wie beim nicht injizierten Kastraten. Kamm und Bartlappen wurden blass. Unter dem Einfluss der Injektionen erschienen beim Kastraten auch die sexuellen Instinkte, das Tier krähte und war gegenüber anderen Hähnen kampflustig. Als mit den Injektionen aufgehört wurde, hörte das Tier zu krähen auf, verlor seine sexuellen Begierden und wurde gleichgiltig wie ein Kapaun. Das Gewicht des Kastraten erfuhr durch die Injektion keine Veränderung.

2. *Injektionsversuche mit weiblicher Pubertätsdrüse.*

Ausgehend von seinen Beobachtungen über die Funktion des Corpus luteum hat Fraenkel[1]) versucht, das Corpus luteum aus Kuhovarien in Form von Tabletten in die Therapie einzuführen. Auch andere Autoren, wie Fellner und in jüngster Zeit namentlich Herrmann, haben auf die spezifischen Wirkungen hingewiesen, die dem Extrakt aus Corpus luteum zukommen[2]). Aber andere Untersuchungen, z. B. von Okinschitz[3]), haben widersprechende Ergebnisse gezeitigt, und es muss hier wiederum nachdrücklich betont werden, dass es doch selbstverständlich ist, dass die Wirkungen je nach der Art der Bereitung der Extrakte oder der Preßsäfte verschieden sein werden.

Die Injektionsversuche verfolgen in letzter Linie den Zweck, die wirksamen Stoffe chemisch zu definieren. In dieser Beziehung verdienen die jüngsten Versuche von Fellner und Herrmann Berücksichtigung.

[1]) Fraenkel, Die Funktion des Corpus luteum. Arch. f. Gynäkol., B. 68, 1903. S. 491 u. ff. — Neue Experimente zur Funktion des Corpus luteum. Arch. f. Gynäkol., B. 91, 1910. Vgl. S. 753.

[2]) Vgl. Fraenkel, Normale und pathologische Sexualphysiologie des Weibes. Handbuch der gesamten Frauenheilkunde, B. III. Leipzig 1914. S. 692 u. ff. — Ferner Foges, Artikel Keimdrüsen in Jauregg und Bayer, Lehrbuch der Organotherapie. Leipzig 1914. S. 401 und 407 u. ff.

[3]) Okinschitz, Ueber die gegenseitigen Beziehungen einiger Drüsen mit innerer Sekretion. Arch. f. Gynäkol., B. 102, 1914.

Fellner[1]) extrahierte Plazenta, Eihäute und Corpus luteumhaltige Ovarien von trächtigen Tieren, ferner Ovarien von nicht trächtigen Tieren mit Kochsalzlösung, Alkohol und Aether. Er konnte feststellen, dass die Injektion der Extrakte von Plazenta, Eihäuten und Corpus luteum-haltigen Ovarien von trächtigen Tieren eine Hyperämie und Verdickung der Uterusmuskulatur hervorrief. Das Epithel war erhöht, die Zahl der Uterindrüsen vermehrt. Das Wachstum der Brustdrüsen und Brustwarzen war vermehrt. Die Extrakte aus Ovarien von nicht trächtigen Tieren waren wirkungslos. In derselben Richtung wirkten dagegen Hoden und Thymus. Gehirnextrakt war wirkungslos. Fellner hält es für möglich, dass der in den Kochsalzextrakt übergehende, in Alkohol und Aether lösliche wirksame Stoff vielleicht ein Lipoid darstellt, das im Corpus luteum in grösserer Menge enthalten sei. Ob es sich hier wirklich um eine Isolierung eines spezifischen Stoffes handelt, ist sehr unwahrscheinlich.

Auch Herrmann[2]) untersuchte die Wirkung von ätherischen Extrakten. Es wurde verglichen die Wirkung von Copora lutea, die aus den Ovarien herausgeschnitten wurden, von Ovarien ohne Corpora lutea und von Plazentagewebe. Aus den Extrakten wurde durch eine Reihe chemischer Operationen ein gelbes, leicht schillerndes Oel gewonnen, das durch Kühlung fest wird, sonst aber dickflüssig ist. Es gibt Cholesterinreaktion und ist aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff zusammengesetzt. Die Elementaranalysen ergaben folgende Werte:

$$C = 81{,}33\,\% \text{ bis } 81{,}62\,\%$$
$$H = 11{,}32\,\% \text{ bis } 11{,}49\,\%.$$

Herrmann fasst den Körper als ein Cholesterinderivat auf. Er ist in Alkohol, Aether, Petroläther, Aceton und Benzol löslich, in Wasser unlöslich. Die einzelnen chemischen Durchgangsprodukte auf dem Wege zur Isolierung des beschriebenen Körpers wurden an Versuchstieren auf ihre Wirksamkeit geprüft. Es wurden sowohl er-

[1]) Fellner, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung von Gewebsextrakten aus der Plazenta und den weiblichen Sexualorganen auf das Genitale. Arch. f. Gynäkol., B. 100, 1913.

[2]) Herrmann, Ueber eine wirksame Substanz im Eierstocke und in der Plazenta. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol., B. 41, 1915.

wachsene kastrierte Kaninchen als kleine, acht Wochen alte Tiere benutzt. Bei den ersteren konnten durch Injektion von Gesamtextrakt nicht nur die Folgen der Kastration am Uterus aufgehalten werden, sondern am Uterus traten auch Veränderungen ein, die für die normale Brunst charakteristisch sind. Bei den jungen Tieren zeigten sich die Folgen der Injektion viel schneller als bei erwachsenen — es genügten drei Injektionen und eine Beobachtung von vier Tagen, um zu entscheiden, ob die betreffende Fraktion wirksam war oder nicht. Die Veränderungen sind an kleinen Tieren so auffallend, dass schon die Betrachtung der äusseren Genitalien eine Entscheidung gestattet. Das Ergebnis dieser Untersuchungen fasst Herrmann in folgenden Worten zusammen: „Die physiologisch wirksame Fraktion blieb vom Gesamtextrakt angefangen bis zur Zergliederung in das letzte Stadium, das Einzelindividuum, stets gleichartig wirksam, nur traten die Erscheinungen umso stärker hervor, je mehr wir uns dem Ziele näherten. In der Kette der Versuchstierreihe, die mit der physiologisch wirksamen Fraktion behandelt wurden, gab es kein einziges Tier, das negativ gewesen wäre, d. h. das nicht auf die Injektion der Substanz mit deutlichen Veränderungen am Genitale und an der Mamma geantwortet hatte." Die Tiere vertrugen das Gesamtextrakt schlecht. „Je mehr wir uns jedoch dem Endstadium näherten, umso besser wurden die Gesundheitsverhältnisse. Bei der Injektion der reinen Substanz hingegen blieben die Tiere vollkommen frisch, vertrugen die angewandten Dosen anstandslos und ohne jede Störung ihrer Gesundheit." Der wasserunlösliche isolierte Endkörper wurde für die Injektion in reinem Olivenöl gelöst. Im Einzelnen zeigten sich folgende Veränderungen an den Organen.



Abb. 121.
Uterus eines 8 Wochen alten Kaninchens vor der Behandlung ²²/₁. Nach Herrmann.

Der Uterus eines acht Wochen alten Tieres (Abb. 121) besitzt eine dünne zirkuläre Muskelschicht; eine Längsschicht von glatten Muskeln ist überhaupt nicht zu sehen; die Schleimhaut ist drüsenlos und be-

sitzt ein niedriges Oberflächenepithel. Nach drei Injektionen ist der Uterus mächtig vergrössert (Abb. 122). Er hat nicht nur eine viel stärkere zirkuläre Muskelschicht bekommen, sondern auch eine Längsschicht. Die ausserordentlich verdickte Uteruswand ist von stark erweiterten Blutgefässen durchzogen. Die Schleimhaut ist dicker und zellreicher geworden und sie besitzt Drüsen. Während das Schleimhautstroma beim Kontrolltier aus spindelförmigen Bindegewebszellen

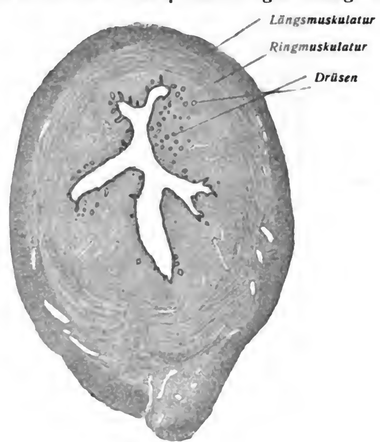


Abb. 122.
Uterus nach 3 Injektionen. $^{22}/_{1}$. Die weissen Stellen in der Peripherie entsprechen den Blutgefässen. Nach Herrmann.

besteht, ist es beim behandelten Tier aus rundlicheren Zellen zusammengesetzt. Noch viel weitgehender sind die Veränderungen, die der Uterus nach fünf Injektionen aufweist (Abb. 123). Es ist eine mächtige Rings- und Längsmuskelschicht zu sehen. Schleimhautdrüsen sind in ungeheurer Anzahl vorhanden, eine Drüse liegt neben der andern, die Schleimhaut macht den Eindruck eines Adenoms. Die ganze Schleimhaut ist von strotzend gefüllten Kapillaren durchsetzt. Das Schleimhautstroma besteht aus Gebilden, die Deciduazellen mit bläschenförmigen Kernen ähnlich sehen. Ausserordentliche Verände-

rungen wiesen auch Vagina und Tuben auf. Ebenso die Brustdrüse. Beim Kontrolltier besteht die Brustdrüse aus einer flachen Warze und aus wenigen engen Drüsenschläuchen, die im Fettgewebe eingebettet sind. Nach drei Injektionen ist das Drüsenparenchym vermehrt, die Schläuche erweitert und die Epithelien höher. In den Epithelien findet man reichliche Vakuolenbildung als Ausdruck der

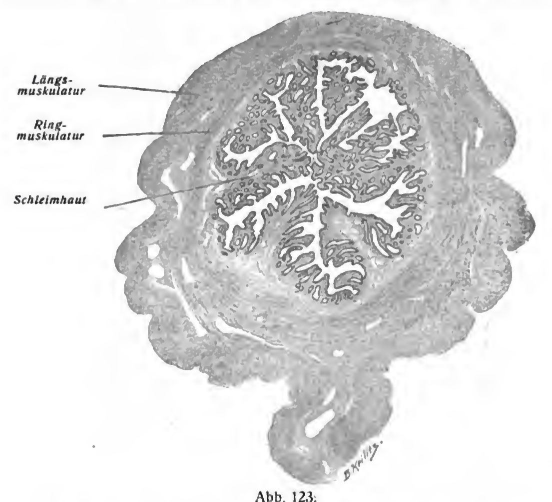


Abb. 123.
Uterus nach 5 Injektionen. $^{22}/_{1}$. Die weissen Stellen in der Peripherie entsprechen den Blutgefässen. Nach Herrmann.

Sekretion. Nach fünf Injektionen zeigt die Brustdrüse zahlreiche neugebildete Drüsenschläuche, die stark erweitert sind. In den Epithelien reichliche Vakuolen. Im Inneren der Drüsen ist Sekret angehäuft: auf Druck entleert sich ein reichliches klares Sekret. Dieselben Erscheinungen zeigten sich auch, wenn die jungen Tiere vor der Injektion kastriert wurden. Auch bei Männchen liessen sich dieselben Veränderungen an den Brustdrüsen erzielen. Von Interesse ist, dass bei den injizierten Tieren auch die Ovarien sehr weit-

gehende Veränderungen zeigten. Beim unbehandelten jugendlichen Tier bestehen die Ovarien hauptsächlich aus Primordialfollikeln: im Zentrum des Ovariums finden sich einige wenige in erster Reifung begriffene Follikel (Abb. 124). Nach fünf Injektionen aber

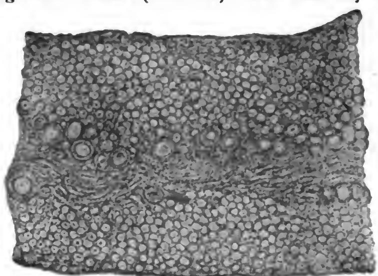


Abb. 124.
Ovarium vor der Behandlung. $^{35}/_{1}$. Nach Herrmann.



Abb. 125.
Ovarium nach 5 Injektionen. $^{35}/_{1}$. Nach Herrmann.

ist das Ovarium erfüllt von zahlreichen reifenden Follikeln; die meisten von ihnen sind fast ausgereift (Abb. 125).

Aus den beschriebenen Veränderungen ergibt sich, dass man durch die Injektion des Extraktes bei 8 Wochen alten Tieren eine Entwicklung der Geschlechtsorgane erzielen kann, wie sie derjenigen von 25 bis 30 Wochen alten Tieren entspricht. Die Veränderungen können so weit gehen, dass die Genitalorgane sich schliesslich in einem Zustande befinden, wie er der Höhe der Brunst oder der beginnenden Gravidität entspricht. Soweit aus der Mitteilung von Herrmann hervorgeht, kommen die beschriebenen Veränderungen nur bei Injektion von Stoffen zustande, die aus dem Corpus luteum und aus der Plazenta gewonnen werden, nicht aber aus einem Ovarium, aus dem die Corpora lutea herausgeschnitten wurden. Herrmann schliesst daraufhin aus seinen Versuchen, dass sich im Corpus luteum, in geringerem Masse in der Plazenta, eine Substanz findet, die entwicklungserregend auf die Geschlechtsorgane und auf die Brustdrüsen wirkt.

Die mit grosser Exaktheit ausgeführten Untersuchungen von Herrmann sind der jüngste Ausläufer der Bestrebungen, die wirksamen Stoffe aus der weiblichen Pubertätsdrüse zu isolieren, zu der ja auch das Corpus luteum zu rechnen ist. Auf den ersten Blick hat es den Anschein, dass die Veränderungen, die Herrmann mit der von ihm dargestellten Substanz erzielt hat, tatsächlich eine Entwicklung im Sinne der Pubertät und der Schwangerschaft darstellen. Ist es ihm doch auch gelungen, mit der von ihm isolierten Substanz an den Brustdrüsen von Männchen Veränderungen hervorzurufen, wie sie Steinach und andere Autoren durch Implantation von Ovarien in den männlichen Organismus erzielt haben. Gegen die Versuche von Herrmann könnte man ein Moment geltend machen, auf das wir oben schon hingewiesen haben: es ist sehr unwahrscheinlich, dass die Veränderungen, welche die Pubertätsdrüse an den Geschlechtsorganen und am übrigen Organismus hervorruft, durch einen einzigen Stoff bewirkt werden. Im übrigen gestatten wir uns nicht ein Urteil darüber, ob die von Herrmann isolierte Substanz wirklich einen reinen chemischen Körper darstellt.

* * *

Ein wichtiger Anreiz zu allen Versuchen, die wirksamen Stoffe aus der Geschlechtsdrüse oder der Pubertätsdrüse zu isolieren, war die Hoffnung, dass es gelingen werde, die wirksamen Stoffe nach ihrer Isolierung in der Therapie zu verwerten. Aber in dieser Beziehung sind einstweilen nur wenig greifbare Resultate erzielt worden. Die Bedeutung von Geschlechtsdrüsenextrakten für die Therapie dürfte jetzt noch geringer werden, nachdem die Transplantation von Pubertätsdrüsengewebe nicht mehr so grosse Schwierigkeiten macht wie früher. Wir kommen auf diese Frage noch einmal im letzten Kapitel zurück.

VIII. Kapitel.

Die Bedeutung der Samenblasen und der Prostata für die Ausgestaltung der Geschlechtsmerkmale.

Man ist immer wieder in der Literatur auf die Frage zurückgekommen, ob die Samenblasen und die Prostata eine Rolle in der Ausgestaltung und Erhaltung der körperlichen Geschlechtsmerkmale wie des psycho-sexuellen Verhaltens spielen. Vor mehr als dreissig Jahren hat Tarchanoff[1]) diese Frage mit Bezug auf die Samenblasen aufgeworfen, und in den letzten Jahren ist diese Frage, im Zusammenhang mit verschiedenen klinischen Beobachtungen, mit Bezug auf die Prostata diskutiert worden. Wir wollen vorgreifend bemerken, dass eine experimentelle Prüfung dieser Beziehungen ergeben hat, dass **die Samenblasen und die Prostata keinen Einfluss auf die Geschlechtsmerkmale haben**, wie namentlich die Untersuchungen von Steinach[2]), in jüngster Zeit die Untersuchungen von Lichtenstern[3]) in Steinachs Laboratorium gezeigt haben. Die Untersuchungen von Kölliker, Fürbringer, Steinach, Nussbaum[4]), Exner, Hirokawa und Wischnewsky haben ergeben, dass die Be-

[1]) Tarchanov, Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Pflügers Archiv, B. 40. 1887.

[2]) Steinach, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen. Pflügers Archiv, B. 56. 1894.

[3]) Lichtenstern, Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien 1915, Nr. 16. — Untersuchungen über die Funktion der Prostata. Zeitschrift für Urologie, B. 10. 1916.

[4]) Nussbaum, Ueber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Archiv f. mikroskop. Anat., B. 80, Abt. II. 1912.

deutung der Samenblasen und der Prostata in einer anderen Richtung zu suchen ist[1]).

Wir wollen im Folgenden Samenblasen und Prostata gesondert behandeln.

A. Die physiologische Funktion der Samenblasen.

1. Versuche am Frosch.

Schon Spallanzani[2]) war es bekannt, dass auch sehr starke Schädigungen des Froschmännchens, wie z. B. Verstümmelungen der unteren Extremitäten, die Umklammerung nicht unbedingt unterbrechen. Auch wenn innere Organe verletzt oder entfernt werden, kann die Umklammerung noch kürzere oder längere Zeit bestehen bleiben[3]). Schliesslich wird aber die Umklammerung vorzeitig unterbrochen, da natürlich keine einzige Schädigung, die das Froschmännchen trifft, ohne allen Einfluss ist. Allein schon die Gefangenschaft hat einen hemmenden Einfluss auf die Paarung der Frösche.

Nach der Kastration scheint es beim Frosch nicht mehr zu einer spontanen Umklammerung zu kommen, wenn auch der Umklammerungsreflex, der anfänglich schwindet, später wieder auslösbar wird. Es fragt sich nun, wie sich die spontane Umklammerung und die Auslösbarkeit des Umklammerungsreflexes verhalten, wenn die Samenblasen entfernt werden. Tarchanov glaubte feststellen zu können, dass die Eröffnung und Entleerung der Samenblasen, ebenso wie ihre Entfernung, eine weitere Umklammerung bei Temporarien unmöglich macht. Auf Grund seiner Befunde behauptete Tarchanov, dass von den Samenblasen die nervösen Impulse

[1]) Die Literatur zu diesem Abschnitt siehe in den zitierten Arbeiten von Tarchanov, Steinach und Lichtenstern, ferner bei Marshal (Physiology of reproduction. London 1910. Kapitel VI), Busquet (La fonction sexuelle. Paris 1910), Biedl (Innere Sekretion. 2. Aufl. II. B. 1913) und Stigler (Der Einfluss des Nebenhodens auf die Vitalität der Spermatozoen, Pflügers Archiv, B. 171. 1918).

[2]) Spallanzani, Versuche über die Erzeugung der Tiere und Pflanzen. Deutsche Uebersetzung Leipzig 1786.

[3]) Tarchanov, l. c.

ausgehen, die das Froschmännchen zum Aufsuchen des Weibchens veranlassen, den Umklammerungsreflex einleiten und ihn für längere Zeit unterhalten. Tarchanov war der Meinung, dass die Samenblasenwandungen durch den Inhalt der Samenblasen gespannt werden, wodurch Nervenendigungen gereizt würden. Auch durch die Stösse, welche der Samenblasenwandung durch die sich bewegenden Samenfäden erteilt werden, könnten nach Tarchanov die Nervenendigungen gereizt werden. Zu ganz anderen Ergebnissen als Tarchanov ist auf Grund eigener Beobachtungen Steinach gelangt. Steinach untersuchte die Samenblasen von Temporarien, die schon seit mehreren Tagen fest umklammerten, und er fand, dass die Samenblasen in der ersten Zeit der Umklammerung leer sein können. Die Füllung der Samenblasen tritt erst während der Umklammerung ein. Es ist also ganz ausgeschlossen, dass der Geschlechtstrieb des brünstigen Frosches und der Umklammerungsreflex durch die gefüllten Samenblasen ausgelöst werden. Das geht auch aus Exstirpationsversuchen von Steinach hervor. Die Samenblasen wurden umklammernden Männchen exstirpiert. Von sieben operierten Männchen setzten zwei die Umklammerung fort. Von den fünf Männchen, die das Weibchen während der Operation losgelassen hatten, erfassten drei gleich nach der Operation wieder das Weibchen, das man ihnen untergehalten hatte. Die zwei letzten operierten Männchen wiesen zwar unmittelbar nach der Operation das Weibchen zurück, aber nach etwa zehn Minuten sprangen sie spontan auf die Weibchen und umarmten von nun an ebenso kräftig wie vorher. Tagelang wurde die Umklammerung fortgesetzt. Zwei operierte Männchen umklammerten neun Tage lang. Aehnlich war das Ergebnis einer zweiten Versuchsreihe. Die Versuche von Steinach zeigen, dass die Fähigkeit der spontanen Umklammerung und die Auslösbarkeit des Umklammerungsreflexes durch die Entfernung der Samenblasen nicht aufgehoben wird. Aber die einmal aufgenommene Umklammerung dauert, wie wir gesehen haben, bei Tieren ohne Samenblasen höchstens zehn Tage, nicht die ganze Brunstzeit hindurch. Als Erklärung hierfür braucht man jedoch nicht anzunehmen, dass hier die Einflüsse weg-

fallen, die normalerweise von den Samenblasen ausgehen und die Umklammerung unterhalten helfen. Steinach weist darauf hin, dass bei der Exstirpation der Samenblasen die Ureteren durchschnitten werden müssen, so dass der Harn sich in die Bauchhöhle ergiesst. Es ist klar, dass unter diesen Umständen binnen kurzem der Tod der Tiere eintreten muss. Bei der Lösung der Umklammerung, d. h. nach zehn Tagen, wiesen die Tiere deutliche Zeichen von pathologischen Veränderungen auf, wie Blässe der Hautfärbung, Oedem der Oberschenkel und verminderte Erregbarkeit. Die Tiere überlebten die Operation höchstens zwanzig Tage. Es konnte aber bei den operierten Tieren, nachdem die spontane Umklammerung sich gelöst hatte, noch tagelang der Umklammerungsreflex ausgelöst werden, wenn ihnen ein Weibchen untergehalten wurde.

Nussbaum hat in einer Reihe von Versuchen die Befunde von Steinach bestätigt. Nussbaum nahm in einigen Versuchen die Exstirpation der Samenblasen vor, in einem Versuche die Entleerung der Samenblasen beim brünstigen Frosch. Die Fähigkeit der spontanen Umklammerung blieb bei allen operierten Tieren erhalten. In anderen Versuchen glaubt Nussbaum jedoch festgestellt zu haben, dass die prall gefüllten Samenblasen von Einfluss auf den Umklammerungsreflex seien. Er fand nämlich, dass beim Froschmännchen, das nach Entfernung der Samenblasen noch spontan umklammerte, nach der Kastration keine spontane Umklammerung mehr eintritt. Dieser Befund besagt aber doch nur, dass die Fähigkeit der spontanen Umklammerung nach der Kastration schwindet. Er sagt nichts darüber aus, ob die Samenblasen von Einfluss auf die Umklammerung sind. Nussbaum erwähnt auch nicht, ob auch die Auslösbarkeit des Umklammerungsreflexes bei einem Tier, das nach Entfernung der Samenblasen kastriert wurde, geschwunden war. Wir wissen, dass die Auslösbarkeit des Umklammerungsreflexes in stark abgeschwächtem Masse nach der Kastration erhalten bleiben kann. Ob aber die gefüllten Samenblasen wirklich dabei unterstützend eingreifen, ist durch die Versuche von Nussbaum keineswegs bewiesen. Hierzu bedarf es noch weiterer Versuche, in denen bei Kastraten, bei welchen der Umklammerungsreflex noch auslösbar

ist oder wieder auslösbar geworden ist (vgl. oben S. 67), nachträglich die Exstirpation der Samenblasen vorgenommen würde. Erst wenn bei Kastraten der noch auslösbare Umklammerungsreflex nach der Entfernung der Samenblasen nicht mehr auslösbar würde, könnte man behaupten, dass die gefüllten Samenblasen den Umklammerungsreflex unterstützen.

Wir dürfen nach alledem sagen, dass beim Frosch die Samenblasen in keiner Beziehung zur Erotisierung des Nervensystems stehen und dass diese Funktion allein den Hoden zugeschrieben werden muss.

2. Versuche an Säugetieren.

Steinach entfernte bei vier 10 bis 11 Monate alten Ratten beide Samenblasen. Sieben Tage nach der Operation, als das geschlechtliche Verhalten der Tiere zum ersten Mal geprüft wurde, machten alle vier Tiere Anstalten zum Coitus, indem sie das Weibchen beschnupperten und es zu bespringen suchten. Der Coitus wurde aber nicht ausgeführt. Am elften Tage nach der Operation kam es auch schon zu einem regelrechten Coitus. Von nun an zeigten die Tiere denselben Eifer in der geschlechtlichen Betätigung, wie man ihn bei normalen Tieren beobachtet. Nachdem die Prüfung somit ergeben hatte, dass die geschlechtliche Betätigung durch die Entfernung der Samenblasen nicht beeinträchtigt wird, wurden Züchtungsversuche mit den operierten Tieren eingeleitet, um zu ermitteln, ob die Entfernung der Samenblasen die Zeugungsfähigkeit beeinflusst. Jedes Tier kam in einen besonderen Käfig und es wurden ihm nach und nach drei bis vier Weibchen beigesellt. Der Züchtungsversuch dauerte vier Monate. Unter normalen Verhältnissen wären von den 14 Weibchen, die beobachtet wurden, in vier Monaten etwa 150 Junge zu erwarten gewesen. Von den 14 belegten Weibchen wurden in vier Monaten jedoch nur fünf Tiere trächtig, die insgesamt bloss 19 Junge warfen, im Durchschnitt $2^3/_8$ Junge auf einen Wurf. Nach Ablauf von vier Monaten wurden die neun unbefruchtet gebliebenen Versuchsweibchen normalen Männchen zugesellt. Alle Weibchen

wurden trächtig und warfen zum Teil zu Ende des ersten Monats, zum Teil im Laufe des zweiten Monats im Durchschnitt je fünf Junge. Diese Züchtungsversuche zeigen uns mit aller Deutlichkeit, dass die Entfernung der Samenblasen die Zeugungsfähigkeit der Tiere stark beeinträchtigt. Soweit es überhaupt zu einer Befruchtung der Weibchen kommt, ist die Zahl der Jungen im Wurf auf etwa die Hälfte reduziert.

Nach dem Züchtungsversuch wurden die operierten Männchen obduziert. Die Samenblasen erwiesen sich als vollständig entfernt. Dass kein Verschluss der Samenwege, d. h. des Vas deferens, eingetreten war, folgt aus der Tatsache, dass jedes Männchen wenigstens einmal befruchtet hatte. Auch konnten im Scheidensekret der unbefruchtet gebliebenen Versuchsweibchen zahlreiche Samenfäden nachgewiesen werden. Steinach hat auch die Durchgängigkeit des Vas deferens geprüft, indem er eine Kanüle in dasselbe einband und mit Hilfe einer Pravaz'schen Spritze Wasser durch das Vas deferens zum Orificium urethrae heraustrieb. Die herabgesetzte Zeugungsfähigkeit war also nicht etwa durch mechanische Momente bedingt, sondern allein durch den Wegfall der Samenblasen.

Die Befunde, die Steinach an der Ratte erhoben hat, sind von Gley[1]) am Meerschweinchen bestätigt worden: auch beim Meerschweinchen nimmt nach Entfernung der Samenblasen die Zeugungsfähigkeit ab.

Welch eine Funktion den Samenblasen zukommt, darüber lässt sich jedoch nichts Endgiltiges sagen. Man hat früher die Samenblasen ganz allgemein als Samenbehälter aufgefasst. Daher auch der Namen dieses Organs. Man findet jedoch Samenfäden nicht regelmässig und nicht in grossen Mengen in den Samenblasen. Es ist möglich, dass die Samenblasen ein Sekret liefern, dem die Aufgabe zukommt, die Samen lebensfähig zu erhalten (vgl. S. 337). Nach Leuckart und anderen gerinnt das Samenblasensekret des Meerschweinchens in der Scheide des Weibchens zu einem Pfropf, der das Abfliessen des Samens verhindert. Auch Gley[1]) hält es für möglich, dass dem Sekret der Samenblasen eine mechanische Funktion zukommt, sei es, dass die

[1]) Zit. nach Busquet, La fonction sexuelle. Paris 1910. p. 95.

intravaginale Gerinnung des Ejakulats dazu beiträgt, dass die Samenfäden in der Vagina zurückbehalten werden, wodurch die Befruchtung begünstigt würde; sei es, dass das reichlichere Sekret der Samenblasen und der Prostata die Fortbewegung und Ausstossung der geringen Sekretmengen des Hodens und Nebenhodens in die Vagina erleichtert.

B. Die physiologische Funktion der Prostata.

Die Entfernung der Prostata beim Menschen, wie sie bei der Prostatahypertrophie ausgeführt wird, kann nervöse und psychische Störungen zur Folge haben. Man hat die Prostatektomie sogar als einen noch schwereren Eingriff bezeichnet als die Kastration, namentlich bei jüngeren Personen. Unter der grossen Anzahl von Fällen, bei denen die Prostatektomie vorgenommen wurde, beobachtet man jedoch nur einige wenige, bei denen es zu nervösen Störungen kommt. So hat Lichtenstern bei einer grossen Anzahl von Prostatektomierten nur in einem Fall vorübergehend psychische Störungen gesehen. Haberern hat darauf hingewiesen, dass diese Störungen wohl auf Nebenverletzungen zurückzuführen sind, und Lichtenstern schliesst sich dieser Auffassung an.

Im Gegensatz dazu wollen manche Autoren die beobachteten Störungen auf den Ausfall einer inneren Sekretion der Prostata zurückführen. Eine grosse Anzahl von Versuchen ist ausgeführt worden, um die innersekretorische Tätigkeit der Prostata nachzuweisen. Namentlich in den letzten Jahren hat man die Veränderungen zu verfolgen versucht, die nach Injektion von Prostataextrakten eintreten. Nach Injektion von wenigen Kubikzentimetern eines Glyzerin- oder Wasserextraktes aus der Prostata des Stieres wurden beobachtet: eine starke Steigerung des arteriellen Blutdruckes, dann ein Druckabfall, Herzstillstand und Erstickungskrämpfe. Injektion von geringeren Extraktmengen erzeugt eine Beschleunigung der Atmung. Biedl[1]), der auch selbst derartige Versuche an Hunden ausgeführt hat, hat jedoch mit Recht darauf hingewiesen, dass diese Befunde keineswegs eine spezifische Wirkung der Prostata anzeigen; es könnten nach

[1]) Biedl, Innere Sekretion. 2. Aufl., 1913.

Biedl die beobachteten Erscheinungen ebensogut auf intravaskulären Gerinnungen beruhen. Andere Autoren wollen wieder spezifische Wirkungen des Prostatasekrets auf die Blasenmuskulatur beobachtet haben. Man muss jedoch auch hier wieder berücksichtigen[1], dass Injektionsversuchen nur dann ein Wert zukommen kann, wenn gleichzeitig Kontrollversuche mit Extrakten aus anderen Organen ausgeführt werden, die in genau derselben Weise bereitet worden sind. Durch die verschiedenen Eingriffe bei der Bereitung des zu injizierenden Materials werden die hochmulekularen Verbindungen, die in den Organen enthalten sind, vielfach verändert, ohne dass wir uns über diese Veränderungen Rechenschaft abgeben können; und es unterliegt keinem Zweifel, dass die beobachteten Erscheinungen häufig nichts anderes sind, als eine Wirkung der durch den chemischen Eingriff entstandenen chemischen Kunstprodukte. Dieses Moment erfährt bei den Autoren nicht immer genügende Berücksichtigung. Man muss darum auch bei der Beurteilung der Injektionsversuche mit Prostataextrakten sehr vorsichtig sein.

So bieten uns die Injektionsversuche ebensowenig wie die klinische Beobachtung irgend einen Anhaltspunkt dafür, dass die Prostata ein spezifisches inneres Sekret erzeugt. Auch aus den Exstirpationsversuchen, die wir in den folgenden zwei Abschnitten besprechen werden, geht hervor, dass die Prostata nicht durch innere Sekretion wirkt.

1. Gleichzeitige Exstirpation der Samenblasen und der Prostata.

Wir haben gesehen, dass die geschlechtliche Betätigung von Ratten durch die Entfernung der Samenblasen nicht beeinträchtigt wird, dass aber die Zeugungsfähigkeit der operierten Tiere in bedeutendem Masse abnimmt. Die Zeugungsfähigkeit schwindet jedoch nicht ganz: jedes operierte Männchen hatte wenigstens ein Mal befruchtet. Bei der Obduktion der Tiere fand nun Steinach die Prostata vergrössert. Diese Beobachtung liess Steinach[2]) vermuten, dass „der noch vorhandene geringe Grad von Zeugungsver-

[1]) Vgl. Kap. VII, S. 313.
[2]) Steinach, l. c. Vgl. S. 326.

mögen der operierten Männchen durch die erhöhte Funktion der Prostata bedingt war, und dass ein Rest von Befruchtungsfähigkeit den Spermatozoen so lange erhalten bleibt, bis die Gesamtheit oder wenigstens der grösste Teil der akzessorischen Geschlechtsdrüsen vernichtet ist". Um diese Frage zu entscheiden, entfernte Steinach drei etwa zehn Monate alten Ratten ausser den Samenblasen auch die Prostata. Um die Samenwege zu schonen, wurden nur die freiliegenden Lappen der Prostata entfernt, während das Prostatagewebe um den membranösen Teil der Urethra, das sich nur schwer entfernen lässt, stehen gelassen wurde. Bei den Tieren, denen Samenblasen und Prostata entfernt wurden, kehrte das normale geschlechtliche Verhalten erst in der fünften Woche nach der Operation wieder. Eine dauernde Beeinflussung der geschlechtlichen Betätigung hatte die Exstirpation der Prostata aber nicht zur Folge. Dass das normale geschlechtliche Verhalten in diesen Versuchen viel später zurückkehrte, als bei den Tieren, denen allein die Samenblasen fehlten, erklärt sich wohl daraus, dass die Entfernung der Prostata einen viel schwereren operativen Eingriff darstellt als die Entfernung allein der Samenblasen. Wohl aber ist hier ein anderer Einwand möglich gegen den Schluss, dass die Entfernung der Prostata ohne Einfluss auf das geschlechtliche Verhalten der Tiere sei. Die Exstirpation der Prostata war in diesen Versuchen nicht vollständig, wenn auch die zurückgebliebenen Mengen von Prostatagewebe sehr gering waren. Wir werden die Frage über den Einfluss der Prostata auf das geschlechtliche Verhalten der Tiere noch einmal im folgenden Abschnitt an der Hand der Versuche von Lichtenstern erörtern und wollen hier nur erwähnen, dass auch die vollständige Exstirpation der Prostata im jugendlichen Alter ohne jeden Einfluss auf das geschlechtliche Verhalten der Tiere bleibt.

Als das geschlechtliche Verhalten der Tiere, denen Samenblasen und Prostata entfernt wurden, wieder normal war, wurde ein Züchtungsversuch vorgenommen, der ungefähr drei Monate dauerte. Jedem der drei operierten Männchen wurden vier Weibchen beigesellt, die alle schon einmal geworfen hatten. Die Weibchen wurden von den operierten Männchen so häufig besprungen, wie es nor-

male Tiere tun. Unter normalen Verhältnissen wären von den zwölf Weibchen in drei Monaten zusammen etwa 20 Würfe zu erwarten gewesen. Die Tiere warfen jedoch kein einziges Mal. Aber wie bei der Exstirpation allein der Samenblasen, waren auch in diesen Versuchen nach dem Coitus im Vaginalsekret der Weibchen Samenfäden nachzuweisen. Die Samenwege — Vasa deferentia und Harnröhre — wurden auch in diesen Versuchen wegsam befunden. Nach dem Züchtungsversuch wurde mit den Weibchen eine Kontrollzüchtung eingeleitet. Beinahe sämtliche Weibchen wurden trächtig. Das Ergebnis dieser Versuche gestattet den Schluss, dass die gleichzeitige Entfernung der Samenblasen und der Prostata absolute Zeugungsunfähigkeit zur Folge hat, während, wie wir gesehen haben, die Entfernung allein der Samenblasen das Zeugungsvermögen wohl herabsetzt, aber nicht ganz aufhebt.

Da auch bei der gleichzeitigen Entfernung von Samenblasen und Prostata in der Scheide des Weibchens Samenzellen sich nachweisen lassen, so ist klar, dass infolge eines Ausfalls dieser beiden Organe in irgend einer Weise die Befruchtungsfähigkeit der Samenzellen beeinträchtigt wird.

2. Exstirpation der Prostata.

Wir haben erwähnt, dass in den Versuchen von Steinach ein geringer Anteil der Prostata erhalten blieb. Es ist darum der Einwand möglich, dass dieser geringe Anteil die erotisierende Funktion der Prostata übernehme, und dass eine vollständige Entfernung der Prostata einen Schwund des normalen Geschlechtstriebes und der Potentia coeundi nach sich ziehen würde. Dieser Einwand ist von Lichtenstern geprüft worden.

Lichtenstern entfernte bei geschlechtsreifen Rattenmännchen im Alter von fünf bis acht Monaten die Prostata. Eine restlose Entfernung der Prostata gelang auch in dieser ersten Versuchsreihe von Lichtenstern niemals: es blieben stets geringe Reste von Prostatagewebe am Blasenhals zurück. Nach den Versuchen von Steinach war zu erwarten, dass bei diesen prostatektomierten Tieren die Potentia coeundi erhalten bleiben würde. Diese Er-

wartungen wurden nicht bestätigt — von den prostatektomierten Tieren besassen nur wenige die Potentia coeundi. Die vielen Nebenverletzungen, die unvermeidlich sind, wenn man versucht, die Prostata beim erwachsenen Tier möglichst restlos zu entfernen, waren augenscheinlich daran schuld, dass die normale Potentia coeundi nicht wiederkehrte. Dagegen konnte Lichtenstern in einer anderen Versuchsreihe bei jugendlichen Ratten im Alter von vier bis fünf Wochen eine restlose Entfernung der Prostata ohne jegliche Nebenverletzungen ausführen. Die technisch schwierige Operation ist hier ohne nennenswerte Blutung in der Abdominalhöhle ausführbar. Prüfungen ergaben, dass bei diesen Tieren Libido und Potenz, zwar verspätet, jedoch in normaler Stärke erschienen. Dass die Potenz bei den operierten Tieren später eintrat als bei normalen, erklärt sich ohne weiteres aus dem Insult der schweren Operation. Auch sämtliche körperlichen Geschlechtsmerkmale waren bei den Tieren in normaler Weise zur Entwicklung gelangt. Die Samenblasen und die Schwellkörper des Penis, die auf die Entfernung der Hoden so prompt mit Unterentwicklung reagieren, waren bei den prostatektomierten Tieren normal entwickelt.

So ergibt sich aus den Versuchen von Lichtenstern, dass auch die restlose Entfernung der Prostata von keinem Einfluss auf die Entwicklung der körperlichen Geschlechtsmerkmale und auf das psycho-sexuelle Verhalten ist. Wenn ein Einfluss der Prostatektomie auf den psychischen Zustand schlechtweg oder auf das geschlechtliche Verhalten festgestellt wird, wie das beim Menschen oder beim erwachsenen Tier der Fall ist, wo die restlose Entfernung der Prostata übrigens gar nicht möglich ist, so handelt es sich allein um die Folgen der schweren Operation in einer für Insulte äusserst empfindlichen Körperregion, nicht um die Wirkungen eines Ausfalls eines spezifischen inneren Sekrets der Prostata.

Leider hat Lichtenstern nicht die Frage untersucht, ob nach vollständiger Prostatektomie bei erhaltenen Samenblasen das Zeugungsvermögen eingebüsst wird oder nicht.

Serralach und Parès glaubten den Nachweis erbracht zu

haben, dass die Prostatektomie zu Azoospermie führt. Bei drei prostatektomierten Hunden fanden Serralach und Parès eine Atrophie der Hoden, deren Grösse um die Hälfte abgenommen hatte. In den Hoden konnten die Autoren keine Zeichen von Spermatogenese nachweisen. Ferner wollen Serralach und Parès festgestellt haben, dass zwei bis drei Tage nach der Injektion von Prostataextrakt bei Tieren, bei denen die Prostatektomie ausgeführt wurde, wieder Samenfäden im Ejakulat erscheinen. Serralach und Parès haben ihre Befunde in dem Sinne gedeutet, dass die Prostata durch eine innere Sekretion auf den Hoden wirke und die Spermatogenese anrege. Wir haben jedoch oben schon erwähnt, dass Steinach, im Gegensatz zu Serralach und Parès, im Ejakulat prostatektomierter Tiere, das aus der Scheide von Weibchen ausgelöffelt wurde, Samenfäden nachweisen konnte. Beim erwachsenen Tier ist jedoch stets der Einwand möglich, dass die Prostatektomie keine vollständige war und dass der zurückgebliebene Rest die innere Sekretion in genügendem Ausmass besorgt habe. Lichtenstern hat nun aber das Verhalten der Spermatogenese bei jugendlichen Tieren verfolgt, bei denen mit Hilfe der binoculären Lupe festgestellt werden konnte, dass keine Spur von Prostatagewebe vorhanden war. Die Spermatogenese befand sich bei ihnen in vollem Gange. Die Befunde von Serralach und Parès sind also nicht bestätigt worden. Auch die Zwischensubstanz des Hodens kommt bei Tieren, denen die Prostata im jugendlichen Alter entfernt wird, in normaler Weise zur Entfaltung.

C. Der Einfluss des Sekrets der Samenblasen und der Prostata auf die Beweglichkeit der Samenzellen.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, dass die Entwicklung der körperlichen und psychischen Geschlechtsmerkmale, ebenso die Spermatogenese von den Samenblasen und der Prostata zwar unabhängig ist, dass die Tiere jedoch nur dann Zeugungsvermögen besitzen, wenn die Samenblasen und die Prostata in normaler Weise funktionieren. Aus diesen Beziehungen ist ersichtlich, dass die Funktion

der Samenblasen und der Prostata in einer Beeinflussung der ausgebildeten Samenzellen bestehen muss.

Kölliker fand, dass das Sekret des Uterus masculinus vom Kaninchen und das Sekret der menschlichen Samenblasen die Lebhaftigkeit und die Dauer der Bewegung von Samenzellen steigert. Fürbringer hat dasselbe für das Prostatasekret gezeigt. Steinach hat Beobachtungen über den Einfluss des Sekrets der Samenblasen und der Prostata auf die Samenfäden von Kaninchen, Meerschweinchen, Maus und Ratte gemacht. Prostatasekret unterhält die Bewegung der Samenzellen viel länger als physiologische Kochsalzlösung. Am wirksamsten fand Steinach Prostatasekret mit einigen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung. Nach den Befunden von Hirokawa ist namentlich die Alkaleszenz des Prostatasekrets von grossem Einfluss auf die Vitalität der Samenzellen. Auch Kölliker war es bekannt, dass die Samenzellen in schwach verdünnten alkalischen Lösungen besonders gut ihre Beweglichkeit erhalten oder wieder zu Bewegung angeregt werden. Wir müssen nach alledem annehmen, dass das Sekret der Samenblasen und der Prostata für die Erhaltung der Vitalität der Samenzellen notwendig ist. Es ist wahrscheinlich, dass der Verlust des Zeugungsvermögens nach der Exstirpation der Samenblasen und der Prostata dadurch bedingt wird, dass die Samenzellen die Vitalität einbüssen, die sie unter normalen Verhältnissen befähigt, den Weg von der Scheide bis zu den Tuben zurückzulegen, wo sie mit dem Ei zusammentreffen. Welch einen Anteil an dieser Funktion die Sekrete der einzelnen akzessorischen Geschlechtsdrüsen haben, ist noch nicht festgestellt. Die Verhältnisse liegen hier augenscheinlich viel komplizierter, als man früher annahm. Stigler und R. Pollitzer[1]) haben gefunden, dass auch der Nebenhoden die Motilität und die Widerstandsfähigkeit der Samenzellen beeinflusst, und sie glauben auch nachgewiesen zu haben, dass die hypothetischen, im Sekret des Nebenhodens enthaltenen fördernden Stoffe im Sekret der Samenblasen

[1]) Stigler, Der Einfluss des Nebenhodens auf die Vitalität der Spermatozoen. Pflügers Archiv, B. 71, 1918.

nicht vorhanden sind. Augenscheinlich liefern sowohl Nebenhoden als Prostata und Samenblasen die chemischen Bedingungen, von denen das normale Verhalten der Spermatozoen abhängt, wobei jedoch wohl jeder einzelne dieser drei Faktoren seinen für ihn charakteristischen Beitrag zum Milieu der Samenzellen liefert.

IX. Kapitel.

Hermaphroditismus und Pubertätsdrüse.

„Citius emergit veritas ex errore quam ex confusione."
Bacon.

A. Hermaphroditismus verus und Pseudo-Hermaphroditismus.

Die Fälle, wo in einem Individuum die Merkmale beider Geschlechter vereinigt sind, werden heute in zwei Gruppen geteilt: in wahre Hermaphroditen und Pseudo-Hermaphroditen. Zur ersten Gruppe werden jene Fälle gerechnet, bei denen ausser den somatischen Geschlechtsmerkmalen beiderlei Geschlechts auch Keimzellen beiderlei Geschlechts vorhanden sind. Zur zweiten Gruppe zählt man alle Fälle, bei denen allein somatische Geschlechtsmerkmale beider Geschlechter in demselben Individuum gemengt sind, während Keimzellen nur eines Geschlechtes vorhanden sind. Die Mehrzahl der Fälle von Hermaphroditismus gehört der zweiten Gruppe an.

Diese Einteilung ist orientiert nach den Beobachtungen, die man an Arten mit „normalem Hermaphroditismus" macht. Man findet bei vielen Arten, namentlich unter den Mollusken, dass normalerweise in jedem Individuum Fortpflanzungszellen beiderlei Geschlechts und ebenso alle Hilfsapparate vorhanden sind, die zur Herausbeförderung der Geschlechtsprodukte oder für das Zustandekommen der Befruchtung nötig sind. Der bei Mensch und Tier als Missbildung vorkommende Hermaphroditismus wird nun mit demselben Mass gemessen wie der normale Hermaphroditismus: er ist ein wahrer Hermaphroditismus, wenn er dem normalen gleicht, d. h. wenn man in demselben Individuum sowohl Fortpflanzungszellen als somatische Geschlechtsmerkmale beiderlei Geschlechts findet; er ist ein Pseudo-Hermaphroditismus, wenn er von dem

normalen Hermaphroditismus abweicht, d. h. wenn in demselben Individuum nur die somatischen Geschlechtsmerkmale, nicht aber die Fortpflanzungszellen beiderlei Geschlechts vorhanden sind.

Auch dem früheren Stand unserer Kenntnis über die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen entsprach die Einteilung in einen wahren Hermaphroditismus und in einen Pseudo-Hermaphroditismus. Solange man nicht gelernt hatte, einen besonderen innersekretorischen Gewebsanteil innerhalb der Geschlechtsdrüsen zu unterscheiden, solange die Fortpflanzungszellen als die innersekretorisch wirksamen und gestaltenden Elemente betrachtet wurden, musste es als ein Widerspruch erscheinen, dass in demselben Individuum somatische Geschlechtsmerkmale beiderlei Geschlechts vereinigt waren, ohne dass Fortpflanzungszellen beiderlei Geschlechts in diesem Organismus nachgewiesen werden konnten. Der Unbeholfenheit, die aus dem Bewusstsein dieses Widerspruches floss, entsprach die Annahme eines Pseudo-Hermaphroditismus.

Nun haben wir aber im Vorhergehenden gesehen, dass die Geschlechtsmerkmale vollkommen ausgebildet sein können, auch wenn keine einzige Samenzelle oder Eizelle in der Geschlechtsdrüse vorhanden ist. Es ist für uns eine weniger widerspruchsvolle Erscheinung geworden, wenn zuweilen somatische Geschlechtsmerkmale vorhanden sind, die nicht dem Geschlecht der Fortpflanzungszellen dieses Individuums entsprechen: denn wir beziehen ja die Gestaltung der somatischen Geschlechtsmerkmale nicht mehr auf die Fortpflanzungszellen, sondern auf die Pubertätsdrüsenzellen, mag auch im Einzelnen noch nicht Einklang darüber herrschen, welch ein geweblicher Anteil der Geschlechtsdrüse als Pubertätsdrüse in Betracht kommt. Es ist denn auch versucht worden, die neugewonnenen Erkenntnisse über den innersekretorischen Apparat der Geschlechtsdrüse für eine Diskussion des Hermaphroditismus zu verwerten. Biedl[1]), der von einer „bisexuellen" Anlage der normalen Geschlechtsdrüse spricht, hat auf die Möglichkeit hingewiesen, dass in der sexuell differenzierten Geschlechtsdrüse vielleicht noch Reste heterosexueller innersekretorischer Gewebselemente erhalten bleiben.

[1]) Biedl, Innere Sekretion. II. Teil. 2. Aufl. Berlin-Wien 1913. Vgl. S. 209.

In ähnlicher Weise hat Steinach[1]) die Möglichkeit erwogen, dass in manchen Fällen die zunächst indifferente Anlage der Geschlechtsdrüse sich unvollständig differenziere, so dass sich im Hoden auch weibliche Pubertätsdrüsenzellen, im Ovarium auch männliche Pubertätsdrüsenzellen fänden, die unter gewissen Umständen ihren gestaltenden Einfluss ausüben könnten. Auch Tandler und Groß[2]) haben auf die Möglichkeit hingewiesen, dass die hermaphroditische Missbildung sich auf den innersekretorischen Anteil der Geschlechtsdrüse bezieht, ohne dass dabei ein generativer Hermaphroditismus vorhanden zu sein braucht. Die Vereinigung männlicher und weiblicher Geschlechtsmerkmale in demselben Individuum, oder der somatische Hermaphroditismus, würde dann stets die Folge davon sein, dass zweierlei Pubertätsdrüsenzellen in demselben Individuum vorhanden sind. Ob in dem einzelnen Fall auch zweierlei Fortpflanzungszellen zugegen sind, ist eine Frage für sich, die das Problem des somatischen Hermaphroditismus gar nicht berührt.

Nachdem wir uns überzeugt haben, dass auch die psychischen Geschlechtsmerkmale von der Pubertätsdrüse auf innersekretorischem Wege gestaltet und erhalten werden, erscheint es möglich, auch die Homosexualität als eine Missbildung der Pubertätsdrüse aufzufassen. Die Homosexualität — jedenfalls manche Fälle derselben — wäre dann nichts anderes als ein psychischer Hermaphroditismus[3]). Bloch[4]) hat schon vor Jahren darauf hingewiesen, dass die Homosexualität aus einer Störung der von den Geschlechtsdrüsen ausgehenden innersekretorischen Wirkungen resultieren könnte. Die Annahme, dass die Homosexualität einen psychischen Hermaphroditismus darstelle, der durch eine Missbildung der Pubertätsdrüsen bedingt wird, deckt sich auch mit der Auffassung von Magnus Hirschfeld, des besten Kenners der Homosexuellen, dass die Homosexualität

[1]) Steinach, Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen usw. Pflügers Archiv, B. 144. 1912. Vergl. S. 86.

[2]) Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen etc. S. 83.

[3]) Halban (Die Entstehung der Geschlechtscharaktere. Arch. f. Gynäkol., 1370, 1903. Vgl. S. 291) fasst dagegen die Homosexualität als einen psychischen Pseudo-Hermaphroditismus auf.

[4]) Bloch, Das Sexualleben unserer Zeit. Berlin 1909. Vergl. S. 590.

in der Mehrzahl der Fälle einen angeborenen Zustand darstellt[1]). Steinach und Sand haben schliesslich den experimentellen Beweis dafür erbracht, dass das Zusammenspiel der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüsen in ein und demselben Individuum dieses somatisch und psychisch zu einem Zwitter machen kann.

B. Die experimentelle Zwitterbildung[2]).

1. Der Antagonismus der Pubertätsdrüsen.

Im VI. Kapitel war von dem Antagonismus die Rede, welcher zwischen der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüse besteht. Geschlechtsmerkmale, die in ihrer Entwicklung von der männlichen Pubertätsdrüse gefördert werden, werden von der weiblichen gehemmt, und Geschlechtsmerkmale, die von der weiblichen gefördert werden, werden von der männlichen gehemmt. Dieser Antagonismus zwischen den Pubertätsdrüsen besteht aber, wie Steinach an Meerschweinchen gezeigt hat, auch noch in einem anderen Sinne. Wird in den intakten

---

[1]) Hirschfeld, Sexualpathologie. Zweiter Teil. Bonn, 1918. Vgl. S. 205 u. ff. — „Heute scheint es mir sicherzustehen, dass der Uranier (Homosexuelle) von vornherein den Stempel seiner körperlichen und geistigen Eigentümlichkeit trägt. Seine Besonderheit ist von frühester Jugend vorhanden, während sie bei anderen, trotz gleicher Erziehung und gleichem Milieu, fehlt. Jeder Homosexuelle erinnert sich, dass er anders geartet war als die gewöhnlichen Knaben. Sehr oft war ihm die Tatsache, wenn auch nicht die Ursache, schon während der Schulzeit klar. Weniger von ihm selbst als von seinen Angehörigen und Fernstehenden wird in dieser Eigenart das Mädchenhafte erkannt." Hirschfeld, l. c. p. 207.

[2]) Steinach, Experimentell erzeugte Zwitterbildungen beim Säugetier. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Wien, 1916. Nr. 12. — Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung Archiv f. Entw.-Mech., B. 42, 1916. — Sand, Experimentelle Studier over Kœnskarakterer hos Pattedyr. Kopenhagen 1918. S. 152 bis 182. — Experimenteller Hermaphroditismus. Pflügers Archiv, B. 173, 1918. — Es ist bemerkenswert, dass Steinach und Sand ihre Untersuchungen über den experimentellen Hermaphroditismus unabhängig voneinander ausgeführt haben, indem Sand schon im Jahre 1914 mit seinen Untersuchungen über den experimentellen Hermaphroditismus an die Feminierungs- und Maskulierungsversuche von Steinach anknüpfte. Auch Magnus Hirschfeld (vgl. Sexualpathologie, Zweiter Teil, S. 100) hatte im Anschluss an die Feminierungs- und Maskulierungsversuche von Steinach schon im Jahre 1914 erkannt, dass es von grossem Wert sein würde, kastrierten Tieren gleichzeitig Hoden und Ovarien zu implantieren und die Tiere auf diese Weise zu hermaphrodisieren.

männlichen Organismus ein Ovarium und in den intakten weiblichen Organismus ein Hoden implantiert, so fasst das Transplantat nicht Wurzel, kommt nicht zur anhaltenden Wirkung im neuen Wirt und wird schliesslich resorbiert. Athias hat diesen Befund an Meerschweinchen bestätigt. Sand hat zahlreiche Implantationsversuche an nicht kastrierten Ratten und Meerschweinchen ausgeführt: die Versuche verliefen beinahe stets negativ. Soweit man noch Reste von der implantierten Geschlechtsdrüse findet, handelt es sich um in Degeneration begriffenes Gewebe[1]). Goodale[2]) hat den gleichen Befund an Hühnervögeln erhoben, indem er einseitig kastrierten jungen Hähnen Ovarien implantierte. In sieben von neun Fällen konnte bei der Sektion, die ausgeführt wurde, als die Versuchstiere die Geschlechtsreife erreicht hatten, Ovarialgewebe nicht mehr nachgewiesen werden. Sämtliche Versuchstiere verhielten sich in somatischer und psycho-sexueller Beziehung wie normale Hähne.

Steinach und Sand haben nun gezeigt, dass man den Antagonismus der Pubertätsdrüsen ausschalten kann, wenn man Hoden und Ovarium gleichzeitig in den vorher kastrierten, sexuell „neutralisierten“ Organismus, wie Steinach sich ausdrückt, implantiert. Die Operation wurde in den Versuchen von Steinach an Meerschweinchen wenige Tage nach der Geburt ausgefürt, und zwar an Männchen, die den Einfluss der heterosexuellen Geschlechtsdrüse sehr bald an den Brustdrüsen und Brustwarzen zu verfolgen gestatten. Der Antagonismus der Pubertätsdrüsen wird jedoch augenscheinlich auch bei diesem Verfahren nicht ganz überwunden. Das erhellt daraus, dass die Zahl der Fälle, wo die zweigeschlechtlichen Transplantate anheilen und einige Zeit in guter Verfassung nebeneinander bestehen bleiben, erheblich geringer ist als

[1]) Anders liegen die Verhältnisse bei den Arthropoden. Wie Meisenheimer und Kopeć gezeigt haben, entwickeln sich die transplantierten Geschlechtsdrüsen auch im nur einseitig kastrierten andersgeschlechtlichen Organismus völlig normal. — Verschiedene Autoren haben schon früher die Implantation von andersgeschlechtlichen Drüsen in normale, d. h. nicht kastrierte Säugetiere ausgeführt (vgl. die Zusammenstellung bei Sand, l. c. Kopenhagen 1918, p. 125). Aber sie gingen dabei von anderen Fragestellungen aus, als wie sie uns hier beschäftigen.

[2]) Goodale, Feminized male birds. Genetics, Vol. 3, 1918. p. 283.

bei der einfachen gekreuzten Transplantation, die ja ihrerseits schon weniger günstige Resultate ergibt als die Homoiotransplantation. Auch ist die Lebensdauer der Transplantate bei der zweigeschlechtlichen Transplantation geringer. Sand berichtet über Versuche sowohl an kastrierten weiblichen als männlichen Ratten und Meerschweinchen. Die Versuche an weiblichen Tieren verliefen alle negativ, indem nur das gleichgeschlechtliche Transplantat anheilte, während das andersgeschlechtliche Transplantat resorbiert wurde oder

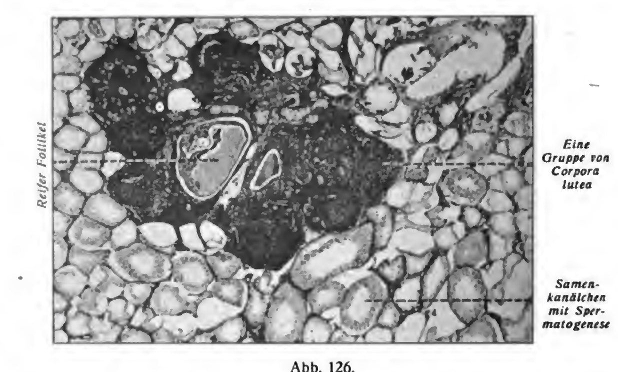


Abb. 126.

Artifizieller Ovariotestis bei der Ratte. Vier Monate nach der Implantation eines infantilen Ovariums in den Hoden eines ca. 12 Wochen alten Tieres. Der Hoden enthält zum Teil atrophische Samenkanälchen, zum Teil solche mit Spermatogenese. Das Ovarium enthält reife Follikel und Corpora lutea. Nach einer Mikrophotographie von Sand.

keine Leydig'schen Zellen enthielt. Von den Versuchen an männlichen Tieren war ein Fall (Meerschweinchen) positiv, während in den übrigen Fällen beide oder das andersgeschlechtliche Transplantat zugrunde gingen.

Verpflanzt man, wie es Steinach getan hat, die beiden Organe dicht beieinander, so entsteht eine zwittrige Pubertätsdrüse im buchstäblichen Sinne des Wortes. Man kann dann auf demselben Schnitt Inseln von männlichen und weiblichen Pubertätsdrüsenzellen

in unmittelbarer Nachbarschaft sehen. Eine Methode zur Herstellung eines artifiziellen Ovariotestis[1]) erwähnt Sand. Er verpflanzte Ovarien mitten in die Substanz von Hoden, die in ihrer normalen Lage belassen wurden (intratestikuläre Ovarientransplantation[2]). Sowohl bei Ratten als bei Meerschweinchen erhielten sich die verpflanzten Ovarien Monate lang, ohne dass die Hoden geschädigt wurden (Abb. 126, 127 u. 128). So fand Sand vier Monate

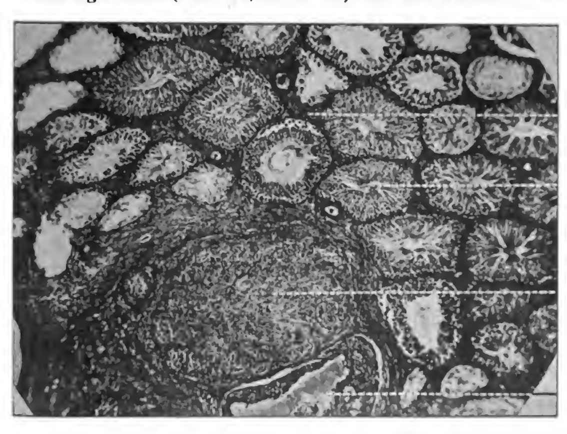


Abb. 127.
Artifizieller Ovariotestis bei der Ratte. Vier Monate nach der Implantation eines infantilen Ovariums in den Hoden eines ca. 5 Wochen alten Tieres. Sowohl der infantile Hoden, als das infantile Ovarium sind zur Entwicklung gelangt. Das Ovarium, das in direktem Kontakt mit dem Hodengewebe steht, enthält reife Follikel und ein Corpus luteum. Die meisten Samenkanälchen zeigen Spermatogenese. Nach einer Mikrophotographie von Sand.

nach der Transplantation Follikel, Corpora lutea und interstitielles Gewebe in dem implantierten Ovarium, vollkommene Spermatogenese

[1]) Sand zieht den Ausdruck „Ovariotestis" — auf den Vorschlag von Mœller-Sœrensen — dem sprachlich weniger korrekten, wenn auch allgemein gebrauchten Wort „Ovotestis" vor.

[2]) Aehnliche Versuche hat auch schon Burckhard ausgeführt, aber mit einer anderen Fragestellung (vgl. Sand, l. c. Kopenhagen 1918, p. 168).

und normale Zwischenzellen in dem Wirtshoden. Hoden und Ovarium waren in diesen Fällen beide innersekretorisch wirksam. Sand schliesst aus diesen Befunden, dass nicht ein eigentlicher Antagonismus im Sinne einer entgegengesetzten Beeinflussung der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse vorhanden ist, sondern eine Art Immunität des normalen Organismus gegenüber der heterologen Geschlechtsdrüse. Nach Sand könnte man sich diese „Immunität" in der Weise denken, dass die normal ge-

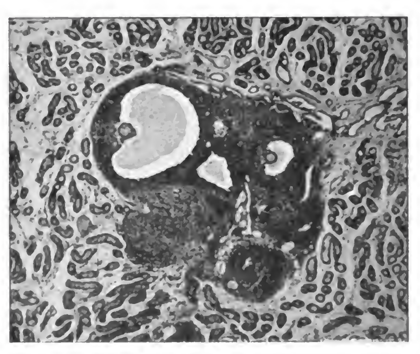


Abb. 128.

Artifizieller Ovariotestis beim Meerschweinchen. Vier Monate nach der Implantation des Ovariums in den Hoden eines 1 Monat alten Tieres. Das Ovarium ist mit dem Hodengewebe verwachsen. Im Ovarium sieht man zwei reife Follikel mit dem Cumulus oophorus und Eizelle. Der übrige Teil des Ovariums besteht aus Thekaluteingewebe. Keine Corpora lutea. Der Hoden hatte infantilen Charakter: Spermatozoen waren nicht vorhanden, wohl aber Samenbildungszellen. Die Leydig'schen Zellen waren normal, nicht vermehrt. Nach einer Mikrophotographie von Sand.

lagerten Geschlechtsdrüsen bestimmte für sie notwendige Stoffe leichter aus dem Organismus aufnehmen können als die implantierten, so dass die letzteren nicht genug von diesen Stoffen bekommen können und darum zugrunde gehen müssen. Für gleichzeitig implantierte Hoden und Ovarien sind dagegen gleiche Möglichkeiten vorhanden, was augenscheinlich auch der Fall ist, wenn man einen

künstlichen Ovariotestis herstellt. Es lässt sich, meiner Meinung nach, einstweilen noch nicht sagen, welche Auffassung die richtige ist. Ich halte es für wahrscheinlich, dass sowohl die verschiedenen Ernährungsbedingungen der normal gelagerten und transplantierten Geschlechtsdrüse, als ihre antagonistischen Beziehungen das Verhalten der Transplantate bestimmen. Ich glaube, dass man die Annahme eines Antagonismus zwischen Hoden und Ovarium im oben angedeuteten Sinne nicht aufgeben kann. Auch die Befunde, über die wir unter C, 2 in diesem Kapitel berichten werden, sprechen dafür.

An den „Zwittern", wie Steinach die Versuchstiere mit zweigeschlechtlicher Transplantation bezeichnet, konnten sowohl körperliche Geschlechtsmerkmale beiderlei Geschlechts, als ein Zwittertum im psycho-sexuellen Verhalten festgestellt werden. Der Uebersichtlichkeit halber sollen die körperlichen Geschlechtsmerkmale und das psycho-sexuelle Verhalten der Zwitter gesondert besprochen werden.

2. *Körperliche Geschlechtsmerkmale der experimentellen Zwitter.*

Die Zwittertiere von Steinach wiesen das charakteristische männliche Körperwachstum auf. Auch Sand fand, dass das Zwittertier nicht kleiner war und nicht weniger wog als das männliche Kontrolltier. Penis und Samenblase waren entwickelt. Kurzum, die männlichen körperlichen Geschlechtsmerkmale waren zur Entfaltung gelangt: der hemmende Einfluss der weiblichen Pubertätsdrüse auf diese Organe war nicht zur Geltung gekommen (Abb. 129), wie das im Gegensatz dazu bei der einfachen Feminierung stets der Fall ist. Neben den männlichen Geschlechtsmerkmalen wiesen aber die Zwittertiere auch weibliche Geschlechtsmerkmale auf: die Brustdrüsen entwickelten sich bei ihnen zu strotzenden weiblichen Organen, die im günstigen Fall auch Milchsekretion aufwiesen; die Milchsekretion kehrte periodisch wieder[1]). Wie die weibliche Pubertätsdrüse im Zwittertier nicht imstande war, das Wachstum der männlichen Merkmale in demselben Maße zu hemmen wie bei der einfachen Feminierung, so wurde auch die Entwicklung der weiblichen Merkmale im Zwittertier durch

[1]) Steinach, l. c. Arch. f. Entw.-Mech., B. 42, 1916. S. 322. — Sand, Experim. Studier etc. p. 163 und 171.

die männliche Pubertätsdrüse nicht unterdrückt. Die fördernden Wirkungen der Pubertätsdrüsen kamen bei den Zwittertieren zu ungeschmälertem Ausdruck, nicht aber die hemmenden.

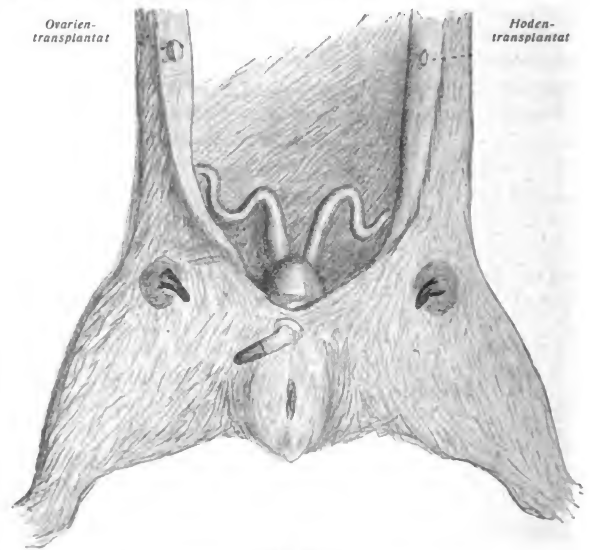


Abb. 129.
Experimenteller Hermaphroditismus beim Meerschweinchen. Die Operation wurde am 3 Wochen alten Tiere ausgeführt. Die Abbildung zeigt den Zustand des Tieres 3 Monate nach der Operation in natürlicher Grösse. Penis und Samenblasen sind trotz der Anwesenheit des Ovariums zur Ausbildung gelangt, wenn der Penis auch kürzer war als beim normalen Tier. Die Samenblasen sind gut entwickelt und mit Sekret gefüllt. Gleichzeitig sind grosse strotzende puerperale Mammae vorhanden, die von einem breiten pigmentierten Warzenhof umgeben sind. Aus den Brustdrüsen liess sich normale Milch ausdrücken. Das psycho-sexuelle Verhalten des Tieres war bisexuell. Nach einer Zeichnung von Sand.

Steinach schliesst aus diesem Befunde, dass der Antagonismus der Pubertätsdrüsen auch im Zwittertier bis zu einem gewissen Grad erhalten bleibt; beim antagonistischen Wirken der männlichen und

weiblichen Pubertätsdrüsen werden aber augenscheinlich nur die hemmenden Einflüsse der letzteren abgeschwächt oder unterdrückt, so dass aus diesem antagonistischen Wirken der Pubertätsdrüsen in ein und demselben Organismus eine Zwitterbildung resultieren muss.

Sand hat auch einige zahlenmässige Angaben über das Verhalten der körperlichen Geschlechtsmerkmale bei den Zwittertieren gemacht. So gibt er an, dass drei Monate nach der simultanen Implantation von Hoden und Ovarien in ein Meerschweinchen im Alter von drei Wochen der Penis sich auf eine Länge von 0,6 cm aus dem Praeputium vorstülpen liess (vgl. Abb. 129), statt auf 1 cm bei normalen Tieren dieses Alters, während der Penis zur Zeit der Operation sich überhaupt noch nicht vorstülpen liess: der Penis war also beim experimentellen Zwitter beträchtlich gewachsen. Die Basisbreite der Samenblasen betrug 0,4 cm, d. h. sie war normal, und die Samenblasen waren strotzend voll von Sekret. Die Brustwarzen hatten eine Länge von 0,6 cm statt 1 bis 2 mm beim normalen Männchen; die Brustdrüsen waren stark hypertrophisch und gaben natürliche Milch. Aehnlich lauten die Angaben von Sand über ein zweites Versuchstier. Bei der mikroskopischen Untersuchung der Mamma wurde reichliches Drüsengewebe von nahezu demselben Typus gefunden, wie in einer puerperalen Mamma. Bei dem milchgebenden Tier wurden mehrmals Erektionen beobachtet.

Von grossem Interesse sind die von Steinach und Sand ausgeführten Kontrollversuche. Wenn die beiden Transplantate gut angeheilt sind, kann man sich schon wenige Wochen nach der Transplantation davon überzeugen, dass die Entwicklung der somatischen Geschlechtsmerkmale nach beiden Richtungen vor sich geht. Wird nun, wie es Steinach getan hat, das weibliche Transplantat entfernt, so schwinden die weiblichen Merkmale: die Brustwarzen werden wieder blass und trocknen zu winzigen Rudimenten ein, die Brustdrüsenanschwellung geht zurück. Wird das männliche Transplantat entfernt, so tritt Feminierung ein: die Brustwarzen und Brustdrüsen entwickeln sich weiter und es kommt zu Milchsekretion, das Körperwachstum verlangsamt sich, die Entwicklung des Penis wird gehemmt. Sand entfernte bei einem Versuchstier sowohl die Hoden

als die Ovarien; nach dieser „zweigeschlechtlichen" Kastration, wie er sich ausdrückt, wurde das Tier zu einem Kastraten: der Turgor des Penis nahm ab, die Brustwarzen wurden schlaff und verkürzten sich. Diese Versuche sagen mit genügender Sicherheit, dass die Zwitterbildung in den erwännten Beobachtungen nicht etwa darauf beruhen kann, dass die Versuchstiere zufällig Hermaphroditen waren, oder dass vielleicht der operative Eingriff ein Wachstum der Brustwarzen und Brustdrüsen ausgelöst hätte. Von alledem kann nach den ausgeführten Kontrollversuchen keine Rede sein.

Als eine experimentelle Zwitterbildung müssen auch die oben schon erwähnten Versuche von Foges und von Pézard (S. 307) aufgefasst werden, in welchen die implantierte heterosexuelle Geschlechtsdrüse im Organismus eines unvollständigen Kastraten zur Wirkung gelangte. Wie oben auseinandergesetzt wurde, waren bei diesen Tieren männliche und weibliche Geschlechtsmerkmale in ein und demselben Individuum vereinigt, in einer Weise, wie man sie nicht anders als durch die gleichzeitige Wirkung männlicher und weiblicher Geschlechtsdrüsen in demselben Organismus erklären kann.

3. Das psycho-sexuelle Verhalten der experimentellen Zwitter.

Auch das psycho-sexuelle Verhalten der Versuchstiere von Steinach und Sand zeigte einen ausgesprochen zwittrigen Charakter. In den Versuchen von Steinach machte sich bei den Tieren zunächst ein männlicher Geschlechtstrieb geltend: sie stellten sich normalen Männchen zum Kampf, liessen dabei den gurgelnden Laut vernehmen, mit welchem das normale Männchen Kampf und Werbung einleitet, sie fanden ein brünstiges Weibchen heraus, um es zu verfolgen und zu bespringen. Einige Wochen später tritt jedoch eine grosse Veränderung ein. Dasselbe Tier ist jetzt furchtsam und scheu. Normalen Männchen stellt es sich nicht mehr zum Kampf, normale Weibchen, auch wenn sie brünstig sind, werden nicht mehr verfolgt. Noch mehr: das Tier wird nun Kampfobjekt für normale Männchen, es wird von ihnen verfolgt und besprungen, wobei es sich oft durch Heben des Hinterfusses vor heftigem Aufsprung wehrt. Einer Periode männlicher Erotisierung ist eine Pe-

riode weiblicher Erotisierung gefolgt. In die Periode weiblicher Erotisierung fällt auch die Milchsekretion, falls die Hyperplasie der Brustdrüsen so weit gedeiht. Der weiblichen Periode kann wieder eine männliche folgen. Nach Sand kann bei den Zwittertieren sogar im Laufe einer halben Stunde ein Wechsel von weiblicher und männlicher Erotisierung vorkommen. So erwähnt er, dass ein Versuchstier, das sich soeben noch in mütterlicher Weise mit Jungen beschäftigt, sie beleckt und geglättet hatte, sich in männlicher Weise benahm, wenn man seine kastrierte Schwester zu ihm setzte. Das Versuchstier liess jetzt den gurgelnden männlichen Laut hören, verfolgte das Weibchen, vollzog den Aufsprung und machte Coitusbewegungen. Einen solchen bisexuellen Zustand beobachtete Sand auch bei einem anderen Versuchstier. Fortgesetzte Prüfungen, die Sand an dem zuerst erwähnten Versuchstier vornahm, ergaben aber, dass der männliche Charakter bei dem Tier allmählich mehr und mehr ausgesprochen wurde, und dass die weiblichen Eigenschaften schliesslich nur in Spuren vorhanden waren. Zwischen der letzten Prüfung, die noch Bisexualität ergab, und der Prüfung, in der ausgesprochen männlicher Charakter vorhanden war, lagen acht Tage. Es decken sich diese Befunde mit denjenigen von Steinach, die einen periodischen Wechsel in der Erotisierung ergaben. Aber es soll auch an dieser Stelle daran erinnert werden, dass die Prüfung des psycho-sexuellen Verhaltens sehr schwierig ist und dass man in der Beurteilung der Befunde stets sehr vorsichtig sein muss.

Auf Grund der histologischen Untersuchung eines Ovariums, welches dem Zwitter in einer Periode weiblicher Erotisierung entnommen wurde, glaubt Steinach, dass die Periode weiblicher Erotisierung und die Milchsekretion darauf zurückgeführt werden kann, dass um diese Zeit besonders reichliche Mengen von dem inneren Sekret der weiblichen Pubertätsdrüse in den Kreislauf gelangen. Auch die histologischen Befunde von Sand könnte man, meiner Meinung nach, in diesem Sinne deuten. Im Ovarium, das von dem oben an erster Stelle genannten Versuchstier während einer Periode mehr männlicher Erotisierung entnommen wurde, fand sich neben den mehr oder weniger ausgereiften Follikeln nur

eine geringe Menge Theca-Luteingewebe. Im Ovariotestis dagegen, das einem zweiten Versuchstiere während einer bisexuellen Periode exstirpiert wurde, war eine reichliche Menge von Theca-Luteingewebe vorhanden.

Steinach[1]) weist darauf hin, dass auch einzelne Besonderheiten des Hermaphroditismus beim Menschen in Analogie gesetzt werden können zu diesen Erscheinungen bei experimentellen Zwittern. So wird bei Männern und Frauen eine Periodizität im Auftreten der homosexuellen Neigung beobachtet. Mit den Stimmungsschwankungen gehen auch Veränderungen in den körperlichen Geschlechtsmerkmalen einher. Diese periodischen Schwankungen in der Erotisierung beim Menschen könnten in demselben Sinne gedeutet werden wie beim experimentellen Zwitter: als der Ausdruck einer periodischen Schwankung in der Produktion männlicher und weiblicher Hormone durch eine zwittrige Pubertätsdrüse.

* * *

Die Versuche von Steinach und Sand zeigen uns mit genügender Deutlichkeit, dass eine Vereinigung männlicher und weiblicher Geschlechtsmerkmale, sowohl körperlicher als psychischer Natur, in ein und demselben Tier erzielt werden kann, wenn man diesem Tier gleichzeitig männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen implantiert.

In dem männlichen Anteil der experimentellen zwittrigen Pubertätsdrüse, wenn sie durch Transplantation erzielt wird, gehen die Samenzellen, ebenso wie in dem eingeschlechtlichen Transplantat, nach einiger Zeit zugrunde. In dem weiblichen Anteil macht sich eine vermehrte Follikelatresie bemerkbar, die zu einer Hypertrophie der weiblichen Geschlechtsmerkmale führt. Das Zwittertum kann also nicht darauf beruhen, dass Fortpflanzungszellen beiderlei Geschlechts in den Geschlechtsdrüsen vorhanden sind: das gehört nicht zum Wesen des Zwittertums. Es kommt vielmehr nur auf die Pubertätsdrüsenzellen an. Das Ergebnis dieser Versuche gestattet den Schluss, „dass in all den vielen Fällen, wo homologe und heterologe Merkmale sich bei einem Individuum mit einge-

[1]) Steinach, l. c. S. 326.

schlechtig scheinenden Gonaden vereinigt finden, es sich hier darum handelt, dass diese Gonaden nur in bezug auf die generativen Anteile eingeschlechtig, aber in bezug auf die innersekretorischen Elemente zweigeschlechtig sind, dass sie also eine ‚zwittrige Pubertätsdrüse' enthalten" [1]). Es ist damit der Einteilung des Hermaphroditismus in einen Hermaphroditismus verus und einen Pseudo-Hermaphroditismus jede Grundlage entzogen: der „Pseudo-Hermaphrodit" ist genau so ein wahrer Hermaphrodit wie der wahre Hermaphrodit nach der bisherigen Terminologie.

Auf Grund eigener morphologischer Untersuchungen und auf Grund einer eingehenden Analyse der früher veröffentlichten Fälle von Hermaphroditismus, wie er als Missbildung vorkommt, hat Sauerbeck [2]) schon vor mehreren Jahren gezeigt, dass eine strenge Grenze zwischen dem „wahren" und „falschen" Hermaphroditismus unmöglich gezogen werden kann. Das Aussehen der Geschlechtsdrüsen ist nach Sauerbeck in den einzelnen Fällen keinesfalls so, dass es leicht wäre zu entscheiden, ob ein „wahrer" oder ein „falscher" Hermaphroditismus vorliegt. Auch ist nach Sauerbeck die Hypothese denkbar, dass der männliche oder der weibliche Anteil des zweigeschlechtlich angelegten generativen Gewebes der Geschlechtsdrüse im Laufe der embryonalen oder postembryonalen Entwicklung zugrundegeht, so dass die Geschlechtsdrüse erst nachträglich mit bezug auf die Fortpflanzungszellen eingeschlechtlich wird. Ziehen wir die Ergebnisse der experimentellen Zwitterbildung auf der einen Seite, die Ergebnisse der morphologischen Analyse auf der anderen Seite in Betracht, so können wir sagen: wo überhaupt ein Zwittertum vorhanden ist, d. h. wo männliche und weibliche Geschlechtsmerkmale in einem Individuum vereinigt sind, muss stets ein wahres Zwittertum vermutet werden, das bedingt ist durch eine zwittrige Pubertätsdrüse.

[1]) Steinach, l. c. S. 328.

[2]) Sauerbeck, Ueber den H. verus und den H. im allgemeinen vom morphologischen Standpunkt aus. 3 Teile. Frankf. Zschr. f. Pathol., B. 3, 1909. S. 339, 661, 829 u. ff. — Der H. vom morphologischen Standpunkt aus. Ergebnisse der Allgem. Pathol. u. pathol. Anat., B. 15. 1. Abt., 1911, S. 378 u. ff.

C. Die Umstimmung des Geschlechts.

Während in vielen Fällen, wie bei der Homosexualität, augenscheinlich periodische Schwankungen der Erotisierung im Mittelpunkt der Erscheinungen stehen, findet in anderen Fällen mehr oder weniger plötzlich ein definitiver Umschlag in das entgegengesetzte Geschlecht statt, eine Umstimmung des Geschlechts. Allerdings sind zweifellos nicht alle Angaben über einen Umschlag in das andere Geschlecht richtig. In einem Teil der Fälle handelt es sich wohl nur um die Folgen der Kastration, nach welcher die sexuell differenzierte Form einer gemeinsamen asexuellen Form zustrebt, wobei die letztere, wie besonders deutlich bei den Vögeln, mehr dem einen als dem anderen Geschlecht ähnlich sein kann. Das gilt z. B. für die Hahnenfedrigkeit der Hennen. In anderen Fällen ist dieser Umschlag in das andere Geschlecht tatsächlich vorhanden. Richtiger wäre es, zu sagen: in manchen Fällen büsst der schon sexuell differenzierte Organismus manche Merkmale des eigenen Geschlechts ein, um manche Merkmale des anderen Geschlechts anzunehmen. Eine Reihe von Fällen eines mehr oder weniger vollständigen Umschlags in das andere Geschlecht ist aus der menschlichen Pathologie bekannt[1]).

1. Die „Aktivierung" der gehemmten andersgeschlechtlichen Pubertätsdrüsenzellen und die Homosexualität.

Wie könnte man sich das Zustandekommen eines solchen „Umschlags" denken?

Wir haben oben die Versuche kennen gelernt, in welchen es gelungen ist, Tiere in ihren Geschlechtsmerkmalen umzustimmen, indem kastrierten Männchen Ovarien, kastrierten Weibchen Hoden implantiert wurden. Die auf diesem Wege erzielte Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen wird vermittelt durch die Pubertätsdrüse, nicht durch den generativen Anteil der Geschlechts-

[1]) Biedl, Innere Sekretion, II. Teil. 2. Auflage. Vgl. S. 221. — Magnus Hirschfeld, Geschlechtsübergänge. 2. Auflage. Leipzig 1913. Vgl. S. 10. — L. Hermanns, Auftreten von heterosexuellen Merkmalen bei einem 38jährigen Manne. Münch. Medizin. Wochenschr., 1919. S. 157.

drüsen. Biedl[1]) hatte schon früher darauf hingewiesen, dass der innersekretorische Anteil der Geschlechtsdrüse wie beim Hermaphroditismus überhaupt, so auch bei der Umänderung der Geschlechtsmerkmale im extrauterinen Leben eine Rolle spielen könnte. Auch Steinach hat den Umschlag ins andere Geschlecht, wie er in der Natur bei Mensch und Tier vorkommt, im Einklang mit der Auffassung von Biedl zu erklären versucht und diese Auffassung auf Grund seiner eigenen experimentellen Befunde in weitgehendem Maße vertieft. Steinach nimmt an, dass die betreffenden Individuen als Missbildung eine zwittrige Pubertätsdrüse besitzen, dass jedoch die Pubertätsdrüsenzellen des einen Geschlechts an Zahl oder an Vitalität bei ihnen überwiegen. Nehmen wir als Beispiel ein männliches Individuum mit scheinbar normalen Hoden, in welchen die männlichen Pubertätsdrüsenzellen an Zahl überwiegen. Im Sinne des Antagonismus der Pubertätsdrüsen werden die weiblichen Zellen in ihrer Tätigkeit gehemmt sein. Der Organismus erscheint unter diesen Umständen in seinen körperlichen und psychischen Geschlechtsmerkmalen männlich eingeschlechtlich, obgleich er in Wahrheit ein Zwitter ist. „Wenn nun früher oder später aus irgend einer Ursache die männlichen Zellen in ihrer Vitalität zurückgehen und ihre innersekretorische Funktion einstellen, so werden die vorhandenen weiblichen Zellen durch das Nachlassen der Hemmung ‚aktiviert‘ [2]).“ Die weiblichen Pubertätsdrüsenzellen, die etwa infolge einer Erkrankung oder einer Schwächung der männlichen Zellen „aktiviert“ worden sind, können nun ihre Wirkung ausüben. Diese Wirkung wird sich in gleicher Weise auf die körperlichen wie auf die psychischen Geschlechtsmerkmale erstrecken. Die Reaktion der einzelnen Teile des Organismus auf die aktivierten andersgeschlechtlichen innersekretorischen Zellen wird jedoch, wie ich besonders betonen möchte, nicht einheitlicher Natur sein: je nach dem Grade, in welchem die einzelnen Geschlechtsmerkmale durch die vorausgegangenen Wirkungen der Pubertätsdrüse schon fixiert sind, je nach dem Grade ihrer Plastizität werden sie in verschiedenem Maße dem Einfluss der aktivierten

[1]) Biedl, l. c. S. 209 und 221.
[2]) Steinach, l. c. S. 327.

andersgeschlechtlichen Pubertätsdrüsenzellen unterliegen [1]). Wir kommen auf dieses für die ganze Lehre vom Hermaphroditismus so wichtige Moment unten noch ausführlicher zurück.

Es ist, meiner Meinung nach, von vornherein zu erwarten, dass die psychischen Geschlechtsmerkmale wegen ihrer ausserordentlichen Labilität viel leichter auf die aktivierten und zur Herrschaft gelangten andersgeschlechtlichen Pubertätsdrüsenzellen reagieren werden als die körperlichen Geschlechtsmerkmale. Auf diesen Umstand möchte ich es zurückführen, dass die Homosexualität, d. h. das Vorhandensein eines Triebes zu Personen des körperlich gleichen Geschlechts, unvergleichlich häufiger vorkommt als der körperliche Hermaphroditismus. Wie die Verhältnisse im Einzelnen hier auch liegen mögen: keine Theorie der Homosexualität wird heute die Beziehungen auch der psychischen Geschlechtsmerkmale zu den Pubertätsdrüsenzellen unberücksichtigt lassen können und leugnen wollen, dass auch die Homosexualität einen Spezialfall des Hermaphroditismus darstellt (vgl. auch S. 341). Diese Auffassung ist zunächst durch den Tierversuch begründet. Wenn aber diese Auffassung richtig ist, dann müsste es gelingen, einen homosexuell empfindenden Menschen durch Entfernung der vermutlich zwittrigen Geschlechtsdrüse und Implantation einer nachweislich eingeschlechtlichen Drüse in psycho-sexueller Beziehung umzustimmen. Steinach und Lichtenstern [2]) haben einen solchen Versuch am Menschen mit Erfolg ausgeführt. Es handelte sich um einen 30 Jahre alten Mann, bei welchem ausgesprochen weibliche Geschlechtsmerkmale vorhanden waren. Die Mammae waren stark gewölbt. Am Halse und namentlich an den Hüften war starker Fettansatz vorhanden. Die Behaarung am Mons veneris war schwach ausgebildet und gradlinig nach oben abgegrenzt; im übrigen war die Körperbehaarung gering. Der Schnurrbart war sehr spärlich und zart. Die Prostata war auffallend klein. Der Penis war normal. Die starke Entwicklung der Brüste

[1]) Lipschütz, Prinzipielles zur Lehre von der Pubertätsdrüse. Archiv für Entwicklungsmechanik, B. 44. 1918.

[2]) Steinach und Lichtenstern, Umstimmung der Homosexualität durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Münch. mediz. Wochenschr., 1918, Nr. 6, S. 145—148. — Vgl. auch Anmerkung 1 auf S. 107 dieses Buches.

und die vom Normalen abweichende Behaarung sind seit dem 17. Lebensjahr vorhanden. Das Benehmen des Patienten zeigte deutlich feminine Züge. Sein Auftreten und Sprechen waren kokett. Seit seinem 14. Lebensjahr ist der Patient homosexuell. Die homosexuelle Neigung war nur durch seltene und kürzere Perioden heterosexueller Neigung unterbrochen. Ein Bruder und zwei Schwestern sind nach den Angaben des Patienten ebenfalls homosexuell. Die Rolle des Patienten beim Coitus war passiv, weiblich. Beim Coitus fanden Erektion und Ejakulation statt. Seit einigen Jahren leidet der Patient an Hodentuberkulose. Vor einem Jahre wurden ihm der linke Hoden und der rechte Nebenhoden entfernt, und er ist jetzt vollkommen impotent. Nach derselben Methode wie beim oben beschriebenen Kastraten (vgl. S. 100 dieses Buches) wurde nun dem Patienten von Lichtenstern ein kryptorcher Hoden implantiert. Zwölf Tage nach der Operation hatte der Patient wieder Erektionen. Es war ein normaler männlicher Geschlechtstrieb erwacht, der sich auch in einer zärtlichen Beziehung zur Krankenschwester äusserte. Ein Testament, das der Patient vor der Operation zugunsten eines Freundes errichtet hatte, wurde jetzt vernichtet. Die männliche Libido nahm in den nächsten Wochen zu. Nach sechs Wochen führte der Patient den ersten Coitus mit einer Puella aus. Er setzte in den nächsten Monaten den Geschlechtsverkehr fort, empfand Befriedigung und Glücksgefühl darüber. Sein ganzes Auftreten wurde männlicher. Etwa neun Monate nach der Operation verliebte und verlobte er sich und heiratete einige Monate später. Aus alledem folgt, dass bei dem homosexuellen Manne durch die Implantation einer normalen männlichen Pubertätsdrüse eine männliche Erotisierung erzielt wurde.

Man könnte hier einwenden, dass die früheren oder jetzigen Angaben des Patienten nicht der Wahrheit entsprachen, oder dass die Umstimmung des psycho-sexuellen Verhaltens auf einer Suggestion beruhte. Dieser Einwand ist jedoch nicht berechtigt, denn auch die körperlichen Geschlechtsmerkmale des Patienten wurden in männlicher Richtung umgestimmt. Die weiblichen Geschlechtsmerkmale, wie Brüste und Hüften, schwanden all-

mählich ganz. Auf der andern Seite kamen männliche Geschlechtsmerkmale zur Entwicklung: die Schambehaarung wurde stärker und breitete sich bis zum Nabel aus, der Schnurrbart ist gewachsen.

Noch vor kurzem hat Kraepelin im Gegensatz zu Magnus Hirschfeld behauptet, „dass es für die Annahme einer angeborenen, die Triebrichtung auf den falschen Weg zwingenden homosexuellen Anlage keinen einzigen irgend überzeugenden Beweis gibt“ [1]). Dieser überzeugende Beweis ist nunmehr erbracht. Selbstverständlich ist damit nicht ausgeschlossen, dass es auch Fälle von Homosexualität gibt, die allein aus äusseren Verhältnissen erwachsen und nicht durch eine zwittrige Pubertätsdrüse bedingt sind. Wenn von diesen äusseren Faktoren der Homosexualität hier nicht die Rede ist, so soll das nicht etwa heissen, dass solche äusseren Faktoren nicht vorhanden sind. Die Lehre von der Pubertätsdrüse und ihren Wirkungen kann nur jene Faktoren der Homosexualität herausgreifen, welche mit der inneren Organisation gegeben sind [2]). Das psycho-sexuelle Verhalten aber resultiert in jedem einzelnen Falle aus dem Zusammentreffen dieser inneren Organisation mit einem sehr variablen Komplex äusserer Bedingungen. Hier berührt sich die Sexualbiologie mit der Kulturgeschichte, ohne welche eine Erforschung des psycho-sexuellen Verhaltens des Menschen nicht möglich ist.

2. Die Maskulierung weiblicher Embryonen bei der Zwillingsschwangerschaft des Rindes.

Die Annahme, dass der Umschlag in das andere Geschlecht auf einen früher oder später einsetzenden Einfluss andersgeschlechtlicher Pubertätsdrüsenzellen zurückzuführen ist, wird durch neue

[1]) Kraepelin, Geschlechtliche Verirrungen und Volksvermehrung. Münch. Mediz. Wochenschr., 1918. Nr. 5. Vgl. S. 118.

[2]) Vgl. auch Kap. III D, 3, namentlich S. 127 und 128.

Befunde gestützt, die Keller, Tandler[1]) und Lillie[2]) ganz unabhängig von einander mitgeteilt haben.

Bei den Rindern ist ein Teil der weiblichen Zwillinge in sexueller Beziehung mangelhaft entwickelt. Es sind die sogenannten „Free-Martin". Die Tiere sind unfruchtbar, wenn sie auch mit einem äusserlich anscheinend gut entwickelten Genitale ausgestattet sein können. Die inneren Geschlechtsorgane sind schwer missbildet, der äussere Habitus der Tiere gleicht demjenigen eines Kastraten. Manchmal weist der unfruchtbare Zwilling auch in seinen äusseren Geschlechtsorganen Missbildungen auf: die Scham ist missbildet und statt einer normalen Clitoris besitzen die Tiere zuweilen ein grösseres phallusartiges Organ. Auch die Art der Missbildung der inneren Geschlechtsorgane ist in den einzelnen Fällen verschieden. Die Ovarien findet man am häufigsten verkümmert. In manchen Fällen sind sie jedoch auch rudimentären Hoden ähnlich. Die Gebärmutter ist in der Regel unterentwickelt, sie ist klein und dünnwandig. „In jenen Fällen, in welchen die Keimdrüsenreste eine mehr hodenähnliche Gestaltung besitzen, ist die Unterentwicklung der aus den Müller'schen Gängen hervorgehenden Anteile des weiblichen Genitales eine besonders hochgradige. Dafür sind dann die auch sonst immer stärker als normal entwickelten Gartner'schen Gänge besonders deutlich angelegt und machen den Eindruck von Samenleitern. Die Leistenkanäle sind in solchen Fällen verschiedengradig offen, und in einigen Fällen war sogar ein teilweiser Descensus der testikelartigen Gebilde nachweisbar. Den Samenblasen entsprechende Gebilde sind stets deutlich vorhanden; sie sind besonders stark entwickelt, wenn auch das übrige Genitale einen mehr an den männ-

[1]) Keller und Tandler, Ueber das Verhalten der Eihäute bei der Zwillingsträchtigkeit des Rindes. (Untersuchungen über die Entstehungsursache der geschlechtlichen Unterentwicklung von weiblichen Zwillingskälbern, welche neben einem männlichen Kalbe zur Entwicklung gelangen). Wiener tierärztliche Monatsschrift, III. Jahrg. 1916.

[2]) Lillie, The theory of the freemartin. Science, Vol. XLIII. 1916. p. 611. — Eine ausführlichere Mitteilung von Lillie und seinem Mitarbeiter Chapin ist erschienen in II. of Exper. Zoology, Vol. 23, 1917. Diese Mitteilung war mir nicht zugänglich. — Ein eingehendes Referat über den Befund von Lillie findet sich in dem Büchlein von H. H. Newman, The biology of twins. Chicago 1917. Vgl. Kap. V (Twinning in ruminants — The freemartin).

lichen Typus erinnernden Charakter besitzt"[1]). Wie aus der Beschreibung dieser Fälle ersichtlich ist, stellen sie eine Erscheinung dar, die man als einen Hermaphroditismus — nach der bisherigen Terminologie als einen Pseudo-Hermaphroditismus — auffassen muss. Es können in demselben Individuum Merkmale beiderlei Geschlechts vereinigt sein, wobei in der Regel die weiblichen Merkmale stärker ausgesprochen sind. Nach den Ausführungen in den vorausgegangenen Abschnitten dieses Kapitels wäre zu vermuten, dass es sich hier um eine gleichzeitige oder sukzessive Beeinflussung des Somas durch beide Pubertätsdrüsen handelt. Die Untersuchungen von Keller, Tandler und Lillie haben ergeben, dass diese Vermutung zu Recht besteht.

Es ist schon seit langem bekannt, dass beide Zwillinge des Rindes normal sind, wenn beide demselben Geschlecht angehören, gleich ob männlich oder weiblich. Sind die Zwillinge von verschiedenem Geschlecht, so ist der männliche Zwilling stets normal, während es sehr selten vorkommt, dass der weibliche Zwilling normal ist. Keller und Tandler haben gefunden, dass bei verschieden-geschlechtlichen Zwillingswürfen des Rindes der weibliche Zwilling in ungefähr 94 von 100 Fällen missbildet ist. Die Autoren haben sich nun die Frage gestellt, ob vielleicht in den morphologischen Beziehungen der Fœten in den einzelnen Fällen Unterschiede vorhanden sind, durch die man es erklären könnte, dass in der Mehrzahl der Fälle der weibliche Zwilling missbildet, in wenigen Fällen dagegen normal entwickelt ist. Zu diesem Zwecke haben Keller und Tandler in 120 Fällen von Zwillingsschwangerschaft beim Rinde die Kreislaufsverhältnisse der Chorien untersucht. Nach Keller und Tandler handelt es sich bei der verschiedengeschlechtlichen Zwillingsschwangerschaft stets um zweieiige Zwillinge: in 90 Fällen, die von den Autoren untersucht wurden, waren zwei Corpora lutea vorhanden. Dieselbe Beobachtung hat auch Lillie gemacht. Trotzdem bestand in den meisten Fällen, die Keller, Tandler und Lillie untersucht haben, ein gemeinsames Chorion. Die Abbildung 130 zeigt uns solche mit einander ver-

[1]) Keller und Tandler, l. c. S. 514.

schmolzene Chorien. Zwischen den Nabelgefässen der beiden Fœten befindet sich eine gefässartige Anastomose, die auf der Abbil-

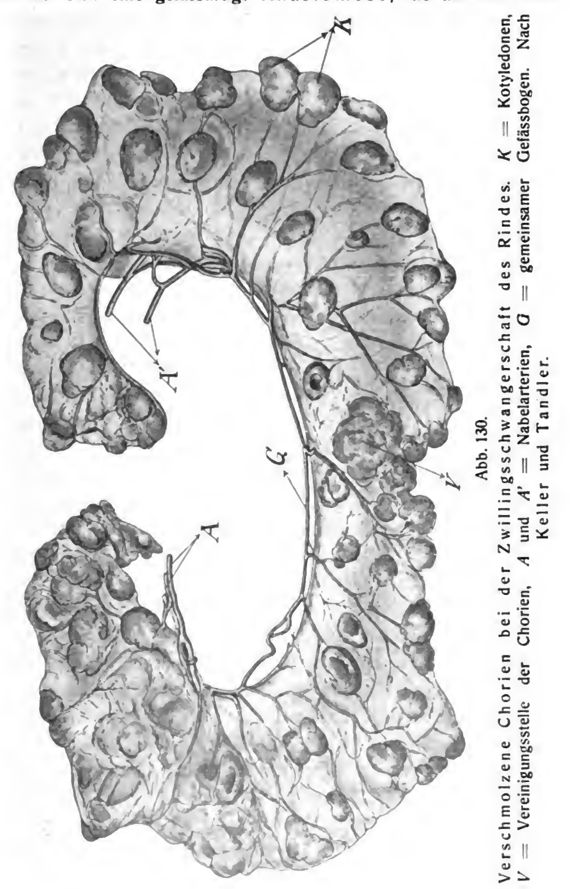


Abb. 130.

Verschmolzene Chorien bei der Zwillingsschwangerschaft des Rindes. *K* = Kotyledonen, *V* = Vereinigungsstelle der Chorien, *A* und *A'* = Nabelarterien, *G* = gemeinsamer Gefässbogen. Nach Keller und Tandler.

dung deutlich zu sehen ist. Wie Keller und Tandler nachweisen konnten, sind aber ausserdem noch Anastomosen in den Chorien selber vorhanden. Sie durchtrennten die Nabelstränge beider Fœten, entfernten diese aus den Eihäuten, unterbanden den grossen gemeinsamen Gefässbogen und verbanden die eine Nabelarterie mit einer Injektionsflasche, die Methylenblaulösung oder andere Injektionsflüssigkeiten enthielt. Ist eine Anastomose zwischen den beiden Chorien vorhanden, so muss die Injektionsflüssigkeit aus der Nabelarterie des anderen Nabelstranges herauskommen. In gleicher Weise wurde auch das Venensystem geprüft. In 109 von 120 Fällen war eine Anastomose in den Chorien vorhanden, d. h. es bestand in diesen Fällen eine enge Verbindung zwischen den Plazentarkreisläufen der beiden Zwillinge. Nach Lillie muss diese Anastomose schon sehr frühzeitig vorhanden sein, da die beiden Früchte sich an der Vereinigungsstelle der Uterushörner schon treffen und miteinander verschmelzen zu einer Zeit, wo die Frucht bloss 10 bis 20 mm gross ist.

Eine Untersuchung der Fœten hat nun ergeben, dass in allen Fällen, wo vereinigte Chorien und gut ausgebildete Anastomosen zwischen den beiden Kreisläufen vorhanden waren, der weibliche Zwilling, welcher neben dem stets normalen Männchen getragen wurde, hochgradig missbildete innere Geschlechtsorgane besass. In jenen Fällen aber, wo eine stärkere Gefässverbindung mit dem Zwillingsbruder nicht bestand, war auch der weibliche Zwilling normal.

Aus diesen Befunden schliessen Keller, Tandler und Lillie mit gutem Recht, dass man die Kreislaufsverhältnisse der Zwillinge dafür verantwortlich machen muss, dass bei verschieden-geschlechtlichen Zwillingen der weibliche Zwilling in der Regel missbildet, in wenigen Fällen dagegen normal ist. Besteht ein mit dem männlichen Individuum gemeinsamer Kreislauf, so wird die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane gehemmt; fehlen Gefässverbindungen von entsprechender Stärke mit dem Zwillingsbruder, so kommen die weiblichen Geschlechtsorgane zur normalen Entfaltung. Es ist sehr wahrscheinlich, dass es sich bei den missbildeten weiblichen Zwillingen um die Maskulierung eines in Entwicklung begriffenen weib-

lichen Organismus handelt: sowohl Tandler und Keller, als Lillie haben ihre Befunde in diesem Sinne gedeutet und sie zu den Feminierungs- und Maskulierungversuchen von Steinach in Analogie gesetzt. Es handelt sich augenscheinlich um eine sehr frühzeitig beginnende Maskulierung eines embryonalen Somas, dessen sexuelle Differenzierung in weiblicher Richtung jedoch schon begonnen hatte. Dabei übt das innere Sekret der männlichen Pubertätsdrüse einen hemmenden Einfluss auf die Eierstöcke und auf die weiblichen Geschlechtsorgane aus, und es fördert die Entwicklung männlicher Organe, so der Schwellkörper und der Samenblasen. Die maskulierende Wirkung der männlichen Pubertätsdrüse, die durch die Gefässanastomosen im gemeinsamen Chorion vermittelt wird, erstreckt sich auch auf die übrigen körperlichen Geschlechtsmerkmale. Keller, Tandler und Lillie erwähnen, dass die missbildeten weiblichen Zwillingsfœten manchmal Körperformen aufweisen, die sich dem männlichen Typus nähern. Im extrauterinen Leben, wo die gestaltende Wirkung der männlichen Pubertätsdrüse des Zwillingsbruders wegfällt und wo die eigene Pubertätsdrüse der missbildeten weiblichen Tiere hochgradig verkümmert ist, nehmen diese Tiere die Körperformen des Kastraten an.

Alles in allem: aus dem Zusammenwirken der Pubertätsdrüsen beiderlei Geschlechts resultiert bei der Zwillingsschwangerschaft des Rindes eine zwittrige Missbildung. Der hermaphroditisch missbildete weibliche Zwilling zeigt uns dieselbe Erscheinung in der Tierpathologie an, die Steinach experimentell verwirklicht hat.

Man könnte hier einwenden, dass man ja, wie wir früher gesehen haben, die Geschlechtsmerkmale durch Implantation einer andersgeschlechtlichen Geschlechtsdrüse nicht abändern kann, wenn nicht vorher eine Kastration vorgenommen wird. Sand hat jedoch gezeigt, dass die Beziehungen hier augenscheinlich komplizierter liegen, da es trotz des Antagonismus der Pubertätsdrüsen gelingt, einen künstlichen Ovariotestis herzustellen, wenn man das Ovarium in den an normaler Stelle verbliebenen Hoden implantiert. Ich möchte

ferner darauf hinweisen, dass die Verhältnisse während der embryonalen Entwicklung anders liegen könnten als beim erwachsenen Tier. Und wenn auch von einer „natürlichen Dominanz“ des männlichen inneren Sekrets über das weibliche, wie sie Lillie in Erwägung zieht, nach den Hermaphrodisierungsversuchen von Steinach und Sand nicht mehr die Rede sein kann, so wäre doch denkbar, dass die Widerstandskraft gegenüber dem antagonistischen inneren Sekret auf den verschiedenen Stufen der Entwicklung nicht für beide Geschlechtsdrüsen gleich sei. Man könnte in diesem Sinne die Tatsache verwerten, dass man bei den missbildeten weiblichen Zwillingen die Ovarien so häufig verkümmert findet. Pézard sagt, dass es bei den missbildeten Zwillingen augenscheinlich zuerst zu einer Neutralisierung des Embryos durch Atrophie des Ovariums unter dem Einfluss des inneren Sekrets der männlichen Geschlechtsdrüse komme, worauf dann das männliche Sekret auch auf das Soma wirken könne[1]). Vielleicht liegt aber die Wahrheit bei Lillie, wenn er meint, dass während der embryonalen Entwicklung das innere Sekret der männlichen Geschlechtsdrüse vielleicht früher zur Wirksamkeit gelangt als das weibliche. Aber ich glaube, man müsste auch mit der Möglichkeit rechnen, dass die männliche Pubertätsdrüse über die weibliche bei der verschiedengeschlechtlichen Zwillingsschwangerschaft quantitativ dominiert, weil die männliche Pubertätsdrüse während der embryonalen Entwicklung einen Gipfelpunkt in ihrer Ausbildung erreicht (vgl. S. 167 und 255). In einer Diskussion des Problems der Zwillingsschwangerschaft beim Rinde darf, wie in der Lehre vom Hermaphroditismus überhaupt, niemals die Menge des zur Wirksamkeit gelangenden inneren Sekretes und die Zeit, zu welcher das Sekret zur Wirksamkeit gelangt, ausser acht gelassen werden. Alle diese Möglichkeiten müssen erwogen werden, weil sie Fragestellungen enthalten, die in der einen oder anderen Weise sich auch experimentell verfolgen liessen. Haben doch verschiedene Autoren, namentlich aber A. Mayer[2]) gezeigt, dass es möglich ist, am lebenden Säugetierfœtus zu operieren.

[1]) Pézard, Le conditionnement ... S. 156.
[2]) A. Mayer, Ueber die Möglichkeit operativer Eingriffe beim lebenden

Die Befunde an den missbildeten weiblichen Zwillingen bieten ein überaus mannigfaltiges Bild körperlicher Abnormitäten dar. Bei dem einen Tier sind die männlichen Geschlechtsmerkmale stärker ausgesprochen, bei dem anderen die weiblichen. Im embryonalen Leben sind weibliche oder männliche Körperformen angedeutet, um im extrauterinen Leben dem Typus des Kastraten zu weichen. Wir treffen hier eine Mannigfaltigkeit von zwittrigen Formen an, wie sie theoretisch erwartet werden muss, wenn Pubertätsdrüsen beiderlei Geschlechts gleichzeitig oder nacheinander zur Wirkung gelangen.

3. Hypospadie und Hermaphroditismus.

Ich habe oben darauf hingewiesen, dass ich bei einem maskulierten weiblichen Meerschweinchen eine Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ feststellen konnte [1]). Dieses Organ besteht aus zwei Corpora cavernosa penis, während ein Corpus cavernosum urethrae nicht vorhanden ist [2]). In der Sprache der Lehre von den Missbildungen ausgedrückt, würde das heissen, dass beim maskulierten Weibchen ein verkürzter hypospadischer Penis zur Ausbildung gelangt ist. Auf Grund meines Befundes müssen wir uns fragen [3]), ob nicht auch ein Teil der Fälle von Hypospadie, wie sie beim Menschen vorkommt, darauf zurückgeführt werden könnte, dass während der

---

Säugetierfœtus. Zentralblatt für Gynäkologie, 42. Jahrg., 1918. — A. Mayer hat bei einer trächtigen Hündin eine weibliche Frucht, ohne sie abzunabeln, aus der Eihöhle herausgenommen und sie innerhalb der Bauchhöhle des Muttertieres kastriert. Der Versuch wurde durch den Tod des Muttertieres abgebrochen, das vier Tage nach der Operation an Peritonitis in trächtigem Zustand zugrundeging. Der Eingriff war sehr gross, da A. Mayer vier Eihöhlen eröffnen musste, bis er ein Weibchen fand. Bei der Sektion fanden sich bei den vier Fœten, die während der Operation aus den Eihöhlen herausgenommen wurden, keine Besonderheiten. Mayer nimmt darum an, „dass die Früchte nach dem Zurückbringen in die Eihöhle bei erhaltener Nabelschnurpulsation auch weiter lebten und dass es an sich möglich ist, einen Fœtus auf die angegebene Weise, ohne ihn zu töten und ohne Unterbrechung der Schwangerschaft, zu operieren“.

[1]) Vergl. S. 288 ff. und Abb. 106.

[2]) Sand macht keine Angaben darüber, wie sich das penisartige Organ der maskulierten Ratten in dieser Beziehung verhielt.

[3]) Lipschütz, Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei der experimentellen Maskulierung. Arch. f. Entw.-Mech., B. 44, 1918. Vergl. S. 205.

embryonalen Entwicklung, nachdem das Soma schon den Weg zur sexuellen Differenzierung in weiblicher Richtung betreten hat, mehr oder weniger plötzlich männliche Pubertätsdrüsenzellen zur Wirkung gelangen oder aktiviert werden. Es würde unter diesen Umständen nicht die Maskulierung eines asexuellen Somas stattfinden, sondern die Maskulierung eines Somas, das schon der Wirkung der weiblichen Pubertätsdrüse unterlegen hat und in welchem die weiblichen Geschlechtsmerkmale schon bis zu einem gewissen Grade fixiert sind. Die Maskulierung eines solchen Somas wird nicht zu denselben Resultaten führen, wie die Maskulierung eines noch asexuellen Somas. Setzt die Maskulierung während der embryonalen Entwicklung des schon weiblich differenzierten Somas ein, so wird eine Hypospadie zustandekommen. Es würde dann die Hypospadie — jedenfalls in einem Teil der Fälle — einen Spezialfall von Hermaphroditismus darstellen, welcher nur im embryonalen Leben bestanden hat, in dem Sinne, dass gleichzeitig oder nacheinander eine weibliche und eine männliche Pubertätsdrüse auf das Soma gewirkt haben. Je nach dem Zeitpunkt, zu welchem die männlichen Pubertätsdrüsenzellen aktiviert und die Wirkung der weiblichen ganz ausgeschaltet wurde, wird der Grad der Hypospadie verschieden sein.

Die Auffassung, dass die Hypospadie einen Fall von Hermaphroditismus darstellen könnte, ebenso die Annahme, dass in manchen Fällen nur „passager“, d. h. im embryonalen Leben, ein Hermaphroditismus bestanden haben könnte, ist schon von Sauerbeck[1]) auf Grund sehr eingehender morphologischer Studien vertreten worden. In demselben Sinne spricht auch der oben erwähnte Befund von Keller und Tandler, dass der missbildete weibliche Zwilling zuweilen statt einer normalen Clitoris ein grösseres phallusartiges Organ besitzt.

Ich glaube, dass überhaupt die Zahl der Missbildungen, die auf einem temporären Hermaphroditismus beruhen, wie ich ihn hier diskutiert habe, viel grösser ist, als man bisher vermutet hat.

[1]) Sauerbeck, l. c. Vgl. S. 353 dieses Buches.

Rechnet man die Hypospadie zum Hermaphroditismus, so ergibt sich, dass die Zahl der Hermaphroditen ausserordentlich gross ist. Nach Lagneau[1]) kommen in Frankreich auf 1000 Rekruten fünf Hypospaden. Neugebauer hebt jedoch hervor, dass die meisten männlichen Hypospaden höheren Grades, die eine peniscrotale Hypospadie haben, als Mädchen erzogen werden, so dass die Zahl der Hypospaden in Wirklichkeit noch grösser sein muss. Wie häufig der Hermaphroditismus, von der Hypospadie abgesehen, vorkommt, zeigt die Angabe von Neugebauer, dass seiner Ueberzeugung nach unter den 800,000 Einwohnern von Warschau etwa 30 Hermaphroditen (Pseudo-Hermaphroditen nach der alten Terminologie) vorhanden waren.

D. Versuch eines Systems des Hermaphroditismus.

Aus den Ausführungen in den vorausgegangenen Abschnitten dieses Kapitels geht hervor, dass die Begriffe „Hermaphroditismus verus" und „Pseudo-Hermaphroditismus" den genetischen Grundlagen nicht gerecht werden, auf welchen in ganz einheitlicher Weise augenscheinlich alle Fälle von Hermaphroditismus beruhen; und ebensowenig wird diese Einteilung der grossen Mannigfaltigkeit der Erscheinungen gerecht, die in das Gebiet des Hermaphroditismus hineingehören[2]). Wie ich oben erwähnt habe, verbirgt sich hinter der alten Einteilung der Fälle in einen Hermaphroditismus verus und einen Pseudo-Hermaphroditismus die Auffassung, dass die Geschlechtsmerkmale von den Fortpflanzungszellen genetisch abhängig sind. Wir haben jedoch gesehen, dass diese Auffassung ganz unberechtigt ist. Auch die Fortpflanzungszellen sind nur eines unter vielen Geschlechtsmerkmalen und vielleicht sind auch die Fortpflanzungszellen genetisch von den Pubertätsdrüsen abhängig. Will man mit dem Begriff „se-

[1]) Zit. nach Neugebauer, Hermaphroditismus beim Menschen. Leipzig 1908. Vgl. S. 624.

[2]) Ueber die Kasuistik des Hermaphroditismus vgl. namentlich Neugebauer, Hermaphroditismus beim Menschen. Leipzig 1908. — Ferner Magnus Hirschfeld, Sexualpathologie. Zweiter Teil. Bonn 1918. — Ueber die früheren Systeme des Hermaphroditismus vgl. die zitierten Arbeiten von Halban, Neugebauer, Meisenheimer, Sauerbeck und Hirschfeld.

kundär“ eine genetische Abhängigkeit zum Ausdruck bringen, so sind die Fortpflanzungszellen bei den Wirbeltieren vielleicht auch nur „sekundäre“ Geschlechtsmerkmale, sekundär gegenüber den Pubertätsdrüsenzellen.

Wenn nun eine Missbildung der Pubertätsdrüse die allgemeine genetische Grundlage des Hermaphroditismus ist, so wäre es logisch, wenn wir versuchten, alle Fälle von Hermaphroditismus allein nach den Abweichungen einzuteilen, welche die Pubertätsdrüse jeweils aufweist. Aber ein solcher Versuch ist nur in sehr unvollkommener Weise durchführbar. Denn unsere Kenntnis über die gestaltende Wirkung der Pubertätsdrüsen beim Hermaphroditismus geht einstweilen erst ganz ins Allgemeine. Wir können einstweilen nur sagen, dass wahrscheinlich in manchen Fällen gleichzeitig, in anderen Fällen nacheinander die Pubertätsdrüsen beiderlei Geschlechts in demselben Organismus wirken. Wir dürfen auch annehmen, dass diese Abnormität der Pubertätsdrüse nicht selten allein in die Zeit der embryonalen Entwicklung fällt, so dass im extrauterinen Leben nur noch eine eingeschlechtliche Pubertätsdrüse vorhanden ist. Da jedoch manche Geschlechtsmerkmale schon während der embryonalen Entwicklung fixiert wurden, werden sie dem Organismus für die ganze Dauer seines Lebens hermaphroditischen Charakter verleihen. Wenn beim Erwachsenen die Pubertätsdrüsen zweierlei Geschlechts nacheinander wirken, kann ein periodischer Wechsel in manchen Geschlechtsmerkmalen auftreten, wobei diejenigen Organe auf den Wechsel der Pubertätsdrüsenwirkung reagieren werden, welche noch die nötige Wachstumsintensität und Plastizität (Haarkleid, Brustdrüsen) beibehalten haben oder die nötige Labilität (zentrales Nervensystem) besitzen.

Eine solche Einteilung, die nicht auf unmittelbarer Beobachtung, sondern zunächst nur auf indirekten Schlüssen aufgebaut ist, gestattet uns wohl, alle Fälle von Hermaphroditismus von einheitlichen Gesichtspunkten zu betrachten, erleichtert uns damit die Orientierung in den mannigfaltigen Erscheinungen des Hermaphroditismus in ausserordentlichem Masse und kann uns auch als Arbeitshypothese für die wissenschaftliche Forschung auf dem Gebiete des Herm-

aphroditismus gute Dienste leisten. Aber diese Einteilung, die allein nach dem Verhalten der Pubertätsdrüse orientiert ist, genügt nicht, wenn es sich darum handelt, jeden Einzelfall von Hermaphroditismus zum Zwecke der gegenseitigen Verständigung mehr oder weniger zu kennzeichnen. Wir brauchen auch eine Einteilung — mag sie auch weniger tiefgehend sein —, welche die Besonderheiten stärker betont, jene Besonderheiten, die ohne weiteres der Beobachtung zugänglich sind. Diese Besonderheiten sind die Geschlechtsmerkmale, nach deren gleichzeitigem, sukzessivem, temporärem oder periodischem Auftreten wir die Fälle von Hermaphroditismus gruppieren können.

So schlage ich denn folgende zwei Schemata vor, die für die Zwecke der Orientierung in der Erscheinungswelt des Hermaphroditismus als einer Missbildung vielleicht ihre Dienste leisten könnten.

A. Einteilung nach dem Verhalten der zwittrigen Pubertätsdrüse:

1. *Simultaner Hermaphroditismus.*
   a) Gleichzeitiges Wirken der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüse, auf die Zeit der embryonalen Entwicklung beschränkt (später Uebergang in einen scheinbar normalen Zustand der Pubertätsdrüse).
   b) Gleichzeitiges Wirken der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüse während der ganzen Dauer des Lebens.
2. *Sukzessiver Hermaphroditismus.*
   a) Die Aktivierung der Pubertätsdrüse des anderen Geschlechts fällt in die Zeit der embryonalen Entwicklung (Uebergang in einen scheinbar normalen Zustand der Pubertätsdrüse oder aber in einen simultanen Hermaphroditismus).
   b) Die Aktivierung der Pubertätsdrüse des anderen Geschlechts fällt in die extrauterine Periode des Lebens.
      aa) Die Aktivierung wird nicht rückgängig gemacht (Uebergang in einen simultanen Hermaphroditismus).
      bb) Die Aktivierung ist nur temporär.
      cc) Die Aktivierung tritt periodisch auf.

Dieser Einteilung entspricht folgende Definition des Hermaphroditismus:

Der Hermaphroditismus stellt eine Missbildung dar, bei welcher eine *zwittrige Pubertätsdrüse* vorhanden ist, wobei der männliche und der weibliche Anteil der Pubertätsdrüse *simultan* oder *sukzessiv* in demselben Organismus wirken.

B. Einteilung nach dem Verhalten der Geschlechtsmerkmale:

1. *Nach dem Grade und der Qualität.*
   - *a)* Totaler Hermaphroditismus: Es sind sowohl somatische und psychische Geschlechtsmerkmale beiderlei Geschlechts als Fortpflanzungszellen oder generative Geschlechtsmerkmale beiderlei Geschlechts vorhanden.
   - *b)* Partieller Hermaphroditismus:
     - *aa)* Somatischer Hermaphroditismus: es sind somatische Geschlechtsmerkmale beiderlei Geschlechts vorhanden.
     - *bb)* Psychischer Hermaphroditismus: der Sexualtrieb ist in seinen Aeusserungen zweigeschlechtlich.
     - *cc)* Reine Homosexualität: der Sexualtrieb entspricht nicht der Qualität der körperlichen Geschlechtsmerkmale.
2. *Nach dem zeitlichen Auftreten.*
   - *a)* Simultaner Hermaphroditismus: es sind dauernd und gleichzeitig Merkmale beiderlei Geschlechts vorhanden, wobei weibliche somatische mit männlichen psychischen oder generativen Merkmalen gemischt sein können.
   - *b)* Sukzessiver Hermaphroditismus: zu irgend einem Zeitpunkt der embryonalen Entwicklung oder des extrauterinen Lebens werden vom sexuell bereits mehr oder weniger vollständig differenzierten Organismus Merkmale des anderen Geschlechts angenommen, so dass eine grössere oder geringere Anzahl von somatischen, psychischen oder generativen Geschlechtsmerkmalen des einen Geschlechts in den

Typus des anderen Geschlechts umschlägt, der mehr oder weniger vollkommen entwickelt sein kann.

aa) Die Wandlung wird nicht wieder rückgängig.

bb) Die Wandlung ist nur temporär.

cc) Die Wandlung tritt periodisch auf.

Dieser Einteilung entspricht folgende Definition des Hermaphroditismus:

Der Hermaphroditismus stellt eine Missbildung dar, bei welcher in ein und demselben Individuum mehr oder weniger rudimentäre *Merkmale beider Geschlechter vereinigt* sind, wobei somatische, psychische und generative Geschlechtsmerkmale beiderlei Geschlechts miteinander verknüpft sind oder zeitlich einander folgen.

Das Schema A bedarf keiner weiteren Erläuterung, wohl aber das Schema B. Schon im Schema A sind die Grenzen zwischen den einzelnen Gruppen nicht scharf, die eine Gruppe kann in die andere übergehen. Das gilt in vermehrtem Masse für das Schema B. Wir müssen in Betracht ziehen, dass der qualitativ einheitlichen Veränderung in der Aktivität der männlichen oder weiblichen Pubertätsdrüsenzellen eine ganze Mannigfaltigkeit von Veränderungen in den somatischen und psychischen Geschlechtsmerkmalen entsprechen muss, je nach dem Zeitpunkt, zu welchem die Aktivierung der andersgeschlechtlichen Pubertätsdrüsenzellen stattfindet, und je nach der Stärke, mit welcher die andersgeschlechtlichen Pubertätsdrüsenzellen in Funktion treten. Darum ist es viel schwieriger, eine Abgrenzung von einzelnen Gruppen oder Typen innerhalb der Zwitterbildungen vorzunehmen, wenn man der Einteilung das Verhalten der Geschlechtsmerkmale zugrunde legt. Ein totaler Hermaphroditismus, wie er als Regel bei manchen Arten unter den Wirbellosen und bei zahlreichen Pflanzen vorkommt, wird als Missbildung beim Menschen und bei den Wirbeltieren äusserst selten beobachtet. „Total“ ist hier nicht etwa in dem Sinne aufzufassen, dass in manchen Fällen von teratologischem Hermaphroditismus von sämtlichen Geschlechtsmerkmalen je die männliche und weibliche Modifikation vorhanden sei; die Gruppe

des totalen Hermaphroditismus umfasst vielmehr die seltenen Fälle, wo ausser somatischen oder psychischen auch generative Merkmale des anderen Geschlechts vorhanden sind. Die Mehrzahl der Fälle gehört dagegen der Gruppe des partiellen Hermaphroditismus an. Dabei können allein die somatischen Geschlechtsmerkmale, oder allein die psychischen Geschlechtsmerkmale zweigeschlechtlich sein. Oder es können neben den somatischen Merkmalen des einen Geschlechts die psychischen Merkmale des anderen Geschlechts vorhanden sein, wie bei der reinen Homosexualität. Die somatischen und psychischen Geschlechtsmerkmale der Zwitter sind in der Regel unvollkommen entwickelt, rudimentär, denn sie sind ja stets das Ergebnis einer antagonistischen, ob simultanen oder sukzessiven, Wirkung der Pubertätsdrüsen. Allerdings ist es nicht ausgeschlossen, dass in manchen Fällen das eine oder das andere somatische, psychische oder generative Merkmal vollkommen entwickelt ist. Unvollkommen entwickelte Geschlechtsmerkmale wird es aber im hermaphroditischen Organismus umso eher geben, je später die andersgeschlechtlichen Merkmale auftreten oder, anders ausgedrückt, je später die Aktivierung der bisher gehemmten Pubertätsdrüsenzellen des anderen Geschlechts erfolgt ist. Da auch die Plastizität der einzelnen Geschlechtsmerkmale zu demselben Zeitpunkt verschieden ist, so ist klar, dass aus Verschiedenheiten im Zeitpunkt der Aktivierung und aus Verschiedenheiten in der Stärke der Wirkung der beiden Anteile der zwittrigen Pubertätsdrüse jene ganz ungeheure Mannigfaltigkeit von Typen resultieren muss, die uns auf dem Gebiet der Zwittermissbildungen entgegentritt. Man kann mit gutem Recht sagen, dass in Wahrheit kein Zwitter dem andern gleicht[1]. Daher möchte ich ausdrücklich betonen, dass eine Einteilung nach

[1] Dieser Eindruck drängt sich jedem auf, der über die Kasuistik des Hermaphroditismus liest, wie sie z. B. in dem schon erwähnten Buch von Neugebauer zusammengefasst ist. Wärend der Korrektur finde ich denselben Gedanken bei Hirschfeld (Sexualpathologie. Zweiter Teil. Bonn 1918. S. 79), der über ausgedehnte eigene Beobachtungen an Hermaphroditen verfügt. Hirschfeld sagt: „Genau genommen, kommen völlig miteinander übereinstimmende Fälle von Hermaphroditismus überhaupt kaum vor, jeder trägt sein besonderes Gepräge.“

dem Verhalten der Geschlechtsmerkmale uns wohl hervorragende Dienste für die Orientierung leisten kann, dass aber ohne Berücksichtigung der quantitativen und namentlich der zeitlichen Verhältnissse in der Wirkung der zwittrigen Pubertätsdrüse ein Fortschritt in der wissenschaftlichen Forschung auf diesem Gebiete nicht zu erwarten ist, mag es im Einzelnen heute auch noch unmöglich sein, die Orientierung auf dem Gebiet der zwittrigen Missbildungen allein auf der Missbildung der Pubertätsdrüse zu begründen. Der Lehre vom Hermaphroditismus werden dagegen ganz ausserordentliche Vorteile erwachsen, wenn sie auf dem Wege experimenteller Forschung fortfahren wird, den Steinach mit seinen Feminierungs- und Maskulierungs-Versuchen beschritten hat. Die Zahl der Partialprobleme, die in der Lehre vom Hermaphroditismus auf diesem Wege experimenteller Forschung in Angriff genommen werden können, ist ausserordentlich gross, namentlich wenn man die zeitlichen Verhältnisse mitberücksichtigt, die meiner Meinung nach in die Diskussion des Hermaphroditismus als einer Missbildung unbedingt eingeführt werden müssen [1]).

Es soll natürlich nicht bestritten werden, dass es manche Erscheinungen gibt, die sich mit der hier vertretenen Auffassung über die genetische Grundlage des Hermaphroditismus nicht decken. Es sei verwiesen auf den Halbseitenzwitter, wie er namentlich bei den Insekten

[1]) Magnus Hirschfeld hat erkannt, dass hier ein bedeutungsvolles Problem der Lehre vom Hermaphroditismus vorliegt. Er sagt: „Liegt es im einzelnen Falle an der besonderen Reaktionsfähigkeit der Brüste, des Kehlkopfes oder der anderen in Betracht kommenden Teile, oder liegt es, was ich für warscheinlich halte, in der spezifischen Zusammensetzung der in ihrer chemischen Formel sicherlich recht kompliziert gearteten Sexualhormone" (Sexualpathologie. II. Teil. S. 103). Indem Hirschfeld nicht gelten lassen will, dass die Reaktionsfähigkeit der einzelnen Teile verschieden ist und dass die Reaktionsfähigkeit ein und desselben Teiles sich mit dem Alter (oder mit der „Vorgeschichte" dieses Teiles) verändert, muss er die grosse Mannigfaltigkeit der Fälle von Hermaphroditismus durch eine Mannigfaltigkeit in der Qualität des inneren Sekretes erklären. Wie sehr wird dagegen die ganze Lehre vom Hermaphroditismus vereinfacht, wenn man annimmt, dass die einzelnen Teile eine verschiedene Reaktionsfähigkeit besitzen und dass die Reaktionsfähigkeit oder Wachstumsintensität ein und desselben Teiles veränderlich ist!

sehr verbreitet ist [1]). Man findet in diesen Fällen die eine Hälfte des Körpers äusserlich männlich, die andere äusserlich weiblich. Die Verteilung der inneren Geschlechtsorgane entspricht in manchen Fällen derjenigen der äusseren, d. h. auf der äusserlich männlichen Seite befinden sich männliche innere Geschlechtsorgane, auf der äusserlich weiblichen Seite befinden sich weibliche innere Geschlechtsorgane. In anderen Fällen von Halbseitenzwittertum fallen äussere und innere Geschlechtsorgane nicht zusammen. Bei einem gut ausgesprochenen äusseren Halbzwittertum können die inneren Organe auf beiden Seiten rein männlich oder rein weiblich sein. Solche Beobachtungen sind an Schmetterlingen, Ameisen, Krebsen, Bienen und anderen Arthropoden gemacht worden. Aehnliche Verhältnisse sind, wenn auch selten, in mehr oder weniger ausgesprochener Weise auch bei den Säugetieren und beim Menschen beobachtet worden. Auf den ersten Blick scheint das Vorkommen des Halbseitenzwitters der Auffassung zu widersprechen, dass der Hermaphroditismus durch eine zwittrige Pubertätsdrüse bedingt wird. Aber man darf nicht vergessen, dass die eigentümliche somatische Reaktion auf die doppelgeschlechtliche Pubertätsdrüse, aus welcher der Halbseitenzwitter im Sinne der hier vertretenen Auffassung über die genetischen Grundlagen des Hermaphroditismus resultiert, bedingt sein könnte durch besondere Kreislaufsverhältnisse im embryonalen Leben, über die wir ja noch sehr wenig unterrichtet sind. Ist es denn ganz ausgeschlossen, dass während der embryonalen Entwicklung der Kreislauf für die beiden Hälften des Organismus mehr oder weniger getrennt ist? Weisen nicht vielmehr die Tatsachen der Embryologie bei den Wirbeltieren auf eine solche Möglichkeit hin? Ich habe schon darauf hingewiesen, dass aus Verschiedenheiten in den zeitlichen Verhältnissen

[1]) Vgl. die Literatur und Zusammenstellung bei Meisenheimer, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Jena 1909. Kap. V. — Eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit von Typen bieten die Ameisenzwitter dar. Vgl. A. Forel, Les fourmis de la Suisse 1874. p. 139 bis 143. „Ce qu'il a d'intéressant chez les fourmis, c'est que les sexes sont si différents de couleur et de structure qu'on peut reconnaître sûrement à quel sexe appartient chaque membre ou segment, et même chaque fragment de fragment“ (p. 139). Ich habe mich davon auch selbst an den Sammlungsobjekten von A. Forel überzeugen können.

und in der Stärke der Wirkung der beiden verschiedenen Anteile der zwittrigen Pubertätsdrüse eine ungeheure Mannigfaltigkeit von Zwittertypen resultieren muss. Auch kommt hinzu, dass ein Zwittertum der Pubertätsdrüse durch andere teratologische Verhältnisse kompliziert sein könnte, die mit einem Zwittertum der Pubertätsdrüsen in keiner direkten korrelativen Beziehung zu stehen brauchen, sondern parallel mit ihm gehen. Und wäre es nicht möglich, dass teratologische Kreislaufsverhältnisse die Reaktion des embryonalen asexuellen Somas auf die zwittrige Pubertätsdrüse in der Richtung auf ein Halbseitenzwittertum umbiegen? Weisen nicht die Befunde über die Kreislaufverhältnisse bei der doppelgeschlechtlichen Zwillingsschwangerschaft auf eine solche Möglichkeit hin? Bei der grossen Mannigfaltigkeit der Erscheinungen, die uns der Hermaphroditismus im Tierreich darbietet, müssen wir uns auch an den Grundsatz halten, dass eine Theorie, die uns eine grössere Reihe von Erscheinungen von einheitlichen Gesichtspunkten zu erklären vermag, nicht sofort wieder fallen gelassen werden darf, wenn wir auf Erscheinungen stossen, die in diese Theorie nicht hineinpassen oder ihr auf den ersten Blick zu widersprechen scheinen. Denn die anscheinend widersprechende Erscheinung, wie z. B. der Halbseitenzwitter mit allen seinen Abarten, könnte ein Spezialfall sein, auf den zwar der Hauptsatz — die genetische Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von den auf eine asexuelle Embryonalform wirkenden Pubertätsdrüsen — anwendbar ist, der jedoch durch andere Beziehungen abgeändert ist. Hielten wir uns an diesen Grundsatz nicht, wollten wir mit jeder Hypothese, mit jeder neuen Theorie oder mit jedem neuen Gesetz Vollständigkeit erstreben, so würden wir im Labyrinth der biologischen Erscheinungen nie einen Schritt vorwärts tun können. Vor lauter Zaghaftigkeit kämen wir nicht vorwärts, vor Zaghaftigkeit, die man verblümt „wissenschaftliche Gründlichkeit“ zu nennen pflegt und die in Wirklichkeit häufig nur ein Zeichen geistiger Mittelmässigkeit ist, mit der man sich an die Anforderungen des guten gelehrten Tones allerdings leichter anpasst als mit wissenschaftlichem Sturm und Drang.

In unseren bisherigen Betrachtungen über den Hermaphroditismus haben wir zwei Probleme nur ganz kurz gestreift oder sogar ganz ausser acht gelassen.

Das erste dieser Probleme bezieht sich auf den Zustand der Pubertätsdrüse. Es wäre denkbar, dass schon normalerweise in der Geschlechtsdrüse sowohl männliche als weibliche Pubertätsdrüsenzellen enthalten sind, dass jedoch, im Sinne des Antagonismus der Pubertätsdrüsen, die eine Formation von der anderen, quantitativ dominierenden physiologisch gehemmt wird. Der Hermaphroditismus würde dann daraus resultieren, dass das dynamische Verhältnis zwischen den beiden Formationen aus irgend einem Grunde eine Aenderung erfährt, und dass die bisher gehemmte Formation einen stärkeren oder sogar dominierenden Einfluss gewinnt. Die Pubertätsdrüse [1]) wäre auf diese Weise normalerweise bisexuell, es wäre normalerweise ein „latenter" Hermaphroditismus vorhanden, wie ich mich ausdrücken möchte. Es wäre aber auch denkbar, dass nur ausnahmsweise, als Missbildung, gleichzeitig männliche und weibliche Pubertätsdrüsenzellen in der Geschlechtsdrüse enthalten sind. Es soll hier nicht die Frage diskutiert werden, welche dieser beiden Auffassungen den Vorzug verdient. Die eine wie die andere kann unter Umständen als Arbeitshypothese ihre Dienste tun. Vor allem kommt es jetzt darauf an, in den zugänglichen Fällen von Hermaphroditismus, im weitesten Sinne des Wortes, den Zustand der Geschlechtsdrüsen mikroskopisch genau zu untersuchen [2]).

[1]) Kammerer hat die Annahme ausgesprochen, dass der ganze Keim „potentiell zwittrig" angelegt ist. Vgl. Kammerer, Allgemeine Biologie. Stuttgart 1915 (an verschiedenen Stellen, namentlich S. 205). Ferner: Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverwandlung. Wien 1918 (S. 85 u. ff.). — Diese Annahme von Kammerer ist der Hypothese der asexuellen Embryonalform ganz entgegengesetzt. Dagegen ist die Annahme, dass die Pubertätsdrüse normalerweise zwittrig sei, mit meiner Hypothese sehr wohl zu vereinbaren.

[2]) Vgl. hier: Pearl and Surface, Sex Studies VII: On the assumption of male secondary characters by a cow with cystic degeneration of the ovaries. Annual Report of the Maine Agric. Experim. Station, 1915. — Boring and Pearl, Sex Studies XI: Hermaphrodite birds. II. of Experim. Zool., Vol. 25, 1918. — Leo Loeb, The relations between the interstitial gland of the testicle, seminiferous tubules and the secondary sexual characters. Biolog. Bull., XXXIV, 1918. — Diese Arbeiten wurden mir erst bei der Korrektur zugänglich und konnten im Text nicht berücksichtigt werden.

Ein zweites grosses Problem, das wir noch gar nicht berührt haben, bezieht sich auf die Bedingungen, die zur Aktivierung der bisher gehemmten andersgeschlechtlichen Pubertätsdrüsenzellen führen. Verschiedene Untersuchungen haben ergeben, dass Geschwülste in den Geschlechtsdrüsen und in den Nebennieren dabei eine Rolle spielen können. Welche Zusammenhänge liegen hier vor? Werden in den Geschwülsten Stoffe produziert, die, wenn sie während des embryonalen oder extrauterinen Lebens in den Kreislauf gelangen, das dynamische Verhältnis zwischen den männlichen und weiblichen Pubertätsdrüsenzellen in der zwittrigen Geschlechtsdrüse verändern, indem sie auf die Pubertätsdrüsenzellen wirken? Oder sind die Geschwülste Träger von Pubertätsdrüsenzellen, durch deren innere Sekretion der veränderte Zustand mehr direkt bedingt wird? Mit der einen wie mit der anderen Möglichkeit muss gerechnet werden als mit Arbeitshypothesen, welche den Hinweis für weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete geben sollen.

X. Kapitel.

Unterentwicklung und Hypertrophie der Pubertätsdrüse.

„Si timide que l'on soit, il faut bien que l'on interpole; l'expérience ne nous donne qu'un certain nombre de points isolés, il faut les réunir par un trait continu; c'est là une véritable généralisation. Mais on fait plus, la courbe que l'on tracera passera entre les points observés et près de ces points; elle ne passera pas par ces points eux-mêmes. Ainsi on ne se borne pas à généraliser l'expérience, on la corrige; et le physicien qui voudrait s'abstenir de ces corrections et se contenter vraiment de l'expérience toute nue serait forcé d'énoncer des lois bien extraordinaires." [1])

H. Poincaré.

Wir haben im vorausgegangenen Kapitel gesehen, dass man den Hermaphroditismus in einheitlicher Weise zu erklären versucht hat, indem man sich auf einen bestimmten qualitativen Zustand der Pubertätsdrüse berief: diese sei normalerweise oder ausnahmsweise zwittrig, indem in ihr gleichzeitig männliche und weibliche Pubertätsdrüsenzellen vorhanden sind, wenn auch die Pubertätsdrüsenzellen des einen Geschlechts eine mehr oder weniger lange Zeit so wenig wirksam oder in ihrer Aktivität so weit gehemmt sein können, dass

[1]) „So vorsichtig man auch sein mag, so muss man doch interpolieren; das Experiment gibt uns nur eine gewisse Anzahl von isolierten Punkten, man muss sie durch einen kontinuierlichen Linienzug verbinden; damit haben wir eine wirkliche Verallgemeinerung. Aber man geht weiter, die Kurve, welche man zieht, geht zwischen den beobachteten Punkten durch und nahe bei diesen Punkten vorbei; sie geht nicht durch diese Punkte selbst. Somit beschränkt man sich nicht darauf, das Experiment zu verallgemeinern, man verbessert es; und der Physiker, welcher sich dieser Verbesserungen enthalten und sich tatsächlich mit dem völlig nackten Experimente begnügen wollte, wäre gezwungen, ganz merkwürdige Gesetze auszusprechen." (Uebersetzt von F. und L. Lindemann).

ihre innersekretorische Tätigkeit in den körperlichen Geschlechtsmerkmalen und im psycho-sexuellen Verhalten des Individuums nicht zum sichtbaren Ausdruck gelangt. Wir haben uns jedoch überzeugen können, dass der zwittrige Zustand der Pubertätsdrüse, das qualitative Moment allein für die Erklärung des Hermaphroditismus nicht genügt, vor allem nicht für die Erklärung des sukzessiven Hermaphroditismus, der sich in einem Umschlag ins andere Geschlecht äussert. Hier ist man gezwungen, auch quantitative Gesichtspunkte in die Betrachtung einzuführen und anzunehmen, dass zu einem bestimmten Zeitpunkt in der zwittrigen Pubertätsdrüse eine Veränderung im dynamischen Verhältnis zwischen den männlichen und weiblichen Drüsenzellen eintritt, wobei die bisher dominierenden Drüsenzellen den bisher gehemmten Zellen den Vorrang einräumen; wir waren ferner gezwungen, zur Erklärung der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auch die je nach der Zeit verschiedene Wachstumsintensität der einzelnen Teile des Organismus heranzuziehen — wiederum ein quantitatives Moment.

Wir müssen uns nun mit abnormen Zuständen beschäftigen, für deren Erklärung allein quantitative Gesichtspunkte in Betracht kommen und wo es gleichgiltig ist, welch eine Annahme wir über den qualitativen Zustand der Pubertätsdrüse machen, ob sie bisexuell oder eingeschlechtlich ist. Gehen wir aber der Einfachheit halber von der Annahme aus, dass die Pubertätsdrüse normalerweise eingeschlechtlich ist. Wenn das richtig ist, dann werden aus einer quantitativen Abweichung im Verhalten der Pubertätsdrüse — sei es dass die Pubertätsdrüse unterentwickelt, sei es dass sie hypertrophisch ist — abnorme Zustände resultieren, die mit dem Hermaphroditismus nichts zu tun haben. Ist die Pubertätsdrüse unterentwickelt oder atrophisch, so muss der Organismus sich in seinen Merkmalen dem Typus des Kastraten nähern; je nach dem Zeitpunkt, wo die Unterentwicklung oder die Atrophie einsetzt, muss mehr der Typus des Frühkastraten oder mehr der Typus des Spätkastraten in die Erscheinung treten. Kompliziertere Verhältnisse müssen vorhanden sein, wenn die Pubertätsdrüse hypertrophisch ist. Wenn die Hypertrophie schon sehr frühzeitig einsetzt, dann wird der

Organismus in der Weise reagieren, dass seine Geschlechtsmerkmale schneller reifen werden als beim normalen Individuum. Die Geschlechtsreife wird zu einem Zeitpunkt erscheinen, wo sie normalerweise noch nicht vorhanden ist. Es muss eine „Pubertas praecox" zustandekommen. Theoretisch wäre vorauszusetzen, dass diejenigen Fälle von Pubertas praecox, die nicht durch andere pathologische oder teratologische Momente kompliziert sind, später in einen normalen geschlechtlichen Zustand eintreten werden. Setzt die Hypertrophie der Pubertätsdrüse zu einem späteren Zeitpunkt ein, wo die somatischen Geschlechtsmerkmale schon fixiert sind, so wird es kaum noch oder überhaupt nicht zu irgend welchen somatischen Reaktionen kommen können. Nur das labile Nervensystem könnte auf den vermehrten Zufluss von innerem Sekret reagieren, wobei jedoch in Betracht zu ziehen ist, das die psycho-sexuellen Reaktionen namentlich beim Menschen in einem ganz ausserordentlichen Masse von äusseren Momenten abhängig sind. Wir haben die hierhergehörigen Fragen schon oben eingehender diskutiert.

Die Prüfung dieser theoretischen Voraussetzungen muss bestehen in der Untersuchung, ob Fälle bekannt sind, die mit Bezug auf ihre körperlichen Geschlechtsmerkmale und mit Bezug auf ihr psychosexuelles Verhalten unterentwickelt oder überentwickelt sind, und ob in diesen Fällen sich eine Unterentwicklung oder eine Hypertrophie der Pubertätsdrüse nachweisen lässt.

Wir haben schon im II. Kapitel auf Fälle hingewiesen, bei denen sich ähnliche Erscheinungen bemerkbar machen wie bei Kastraten, ohne dass bei diesen Individuen eine Kastration vorgenommen wurde. Es sind die sogenannten Eunuchoide[1]). Wir haben oben auch schon darauf hingewiesen, dass bei den Individuen, die sich mehr oder weniger dem Kastratentypus nähern, eine Unterentwicklung der Hoden vorhanden ist. Es kommt jedoch vor allem auf die histologische Untersuchung der Geschlechtsdrüsen an, wenn man ein Urteil darüber fällen will, ob eine Unterentwicklung der Pubertätsdrüse vorhanden ist. Die vorliegenden histologischen Untersuchungen

[1]) Tandler und Groß, Ueber den Einfluss der Kastration auf den Organismus. III. Die Eunuchoide. Arch. f. Entw.-Mech., B. 29, 1910.

sind aber noch sehr dürftig. Champy[1]) untersuchte die Hoden eines alten Eunuchoiden. Die Hoden, die viel kleiner waren als beim Normalen, bestanden vorwiegend aus Bindegewebe und spärlichen Samenkanälchen. Zwischenzellen waren nicht vorhanden. Tandler und Groß berichten über eine histologische Untersuchung des Hodens eines 28jährigen Eunuchoiden[2]). Der sehr kleine Hoden enthielt mangelhaft ausgebildete Samenkanälchen. Zwischen diesen fanden sich Zellen, die wohl in der Form, der Grösse und der Art des Verbandes den Zwischenzellen glichen, die sich jedoch von normalen Zwischenzellen unterschieden, indem sie eine auffällig geringe Färbbarkeit hatten, arm an Protoplasma waren und ein mehr hyalines Aussehen aufwiesen. Diese Beobachtungen könnte man in dem Sinne deuten, dass die Zwischenzellen sich bei den Eunuchoiden in Unterentwicklung befinden oder vollständig schwinden. Aber Tandler und Groß weisen darauf hin, dass die Abweichungen von den normalen Verhältnissen, welche sie an den Zwischenzellen des Eunuchoiden beobachten konnten, zum Teil vielleicht durch eine nicht einwandfreie Konservierung bedingt waren. Es sind darum weitere eingehendere histologische Untersuchungen nötig.

Im Gegensatz zu den Eunuchoiden mit mangelhaft entwickelten Geschlechtsmerkmalen stehen die Fälle von Pubertas praecox, die Fälle von sexueller Frühreife[3]). Bei weiblichen Individuen

[1]) Zit. nach Tandler und Groß, Die biolog. Grundlagen etc. Berlin 1913. S. 64.

[2]) Tandler und Groß, Ueber den Einfluss der Kastration auf den Organismus. III. Die Eunuchoide. l. c. Vgl. S. 294.

[3]) Die Literatur bis 1909 ist zusammengefasst und kritisch bearbeitet bei Neurath, Die vorzeitige Geschlechtsentwicklung. Ergebnisse der inneren Medizin und Kinderheilkunde, B. IV, 1909. — Weitere Literatur bei Biedl, Innere Sekretion. 2. Aufl. B. II, S. 255 ff. — Von neueren Arbeiten sind mir zu Gesicht gekommen: K. H. Krabbe, Pubertas praecox. Hospitalstitende 1917, No. 48 (Hier auch Hinweise auf einige neuere Arbeiten in der skandinavischen Literatur). — Erwin Schiff, Frühzeitige Entwicklung der sekund. Geschlechtscharaktere bei einem zweijährigen Mädchen infolge eines Hypernephroms der rechten Nebenniere. Jahrbuch für Kinderheilkunde, B. 87, 1918. — Tschernobrow, Ueber eine Geschwulst der Nebenniere bei einem elfjährigen Knaben mit frühzeitiger Geschlechtsentwicklung. Med. Diss. Zürich 1919. — Ueber frühreife Typen vgl. auch die Angaben von Magnus Hirschfeld, Sexualpatholoie. I. Teil. Bonn 1917. III. Kap.





Abb. 131.

Sexuelle Frühreife beim weiblichen Geschlecht. Mädchen von 13½ Jahren, das von der Geburt an regelmässig menstruierte und wohl entwickelte Brustdrüsen besass. Das Kind wuchs gut bis zum 7. Jahre und war dann auffällig. gross. Seitdem stand das Wachstum still. Im Alter von 13½ Jahren: Körpergrösse = 131 cm (normaler Durchschnitt ca. 145 cm); grosse, etwas schlaffe Brustdrüsen; gut entwickelte Behaarung in der Achselhöhle (vgl. Abb. 132) und in der Regio pubis; reichliches Fett an Nates, Femora und Crura, im Uebrigen ist das Individuum jedoch nicht fett. Psychisches Verhalten normal; erotisch nicht entwickelt. Die Epiphysenfugen der oberen und unteren Extremitäten waren völlig geschlossen (vgl. Abb. 134, 135 u. 136). Das 13½ jährige Mädchen macht körperlich den Eindruck eines völlig geschlechtsreifen Individuums. Noch nicht veröffentlichter Fall von Krabbe.

kann es schon im Kindesalter zu Menstruation, Ausbildung der Brüste und der Terminalhaare in der Regio pubis und den Achselhöhlen kommen (Abb. 131 und 132)[1]. Bei männlichen Individuen findet man den Penis (Abb. 133) und die Schamhaare schon im frühen Knabenalter kräftig entwickelt, es kommt zu Erektionen u. Pollutionen, die Stimme ist männlich. Das zentrale Nervensystem ist frühzeitig erotisiert. Auch die allgemeine körperliche Entwicklung kann weit über das Alter vorgeschritten sein, was sich vor allem in der für das Alter übernormalen Körpergrösse und im Körpergewicht äussert. In einem von Obmann und Hirschfeld untersuchten Fall arbeitete ein 4jähriger Knabe mit sexueller Frühreife in der Landwirtschaft. Hirschfeld sah, wie dieser „stämmige Jüngling" (mit Milchzähnen!) Mist auflud



Abb. 132.
Sexuelle Frühreife beim weiblichen Geschlecht. Seitenansicht desselben Mädchens wie in Abb. 131. Demonstration der Axillarhaare. Nach Krabbe.

[1]) Zum besseren Verständnis des Falles von Krabbe sei erwähnt, dass die Menstruation bei Däninnen im Durchschnitt im Alter von 16½ Jahren eintritt. (Vgl. Buschan, Menschenkunde. Stuttgart 1909. S. 231). Die Geschlechtsreife tritt also bei Däninnen relativ spät ein.



Abb. 133.

Sexuelle Frühreife beim männlichen Geschlecht. Zehn Monate alter Knabe. Gewicht 7,930 kg, Körperlänge 72 cm, den normalen Verhältnissen entsprechend. Schädel relativ klein, untere Gesichtshälfte abnorm gross. Sella turcica nicht vergrössert (Röntgenaufnahme). Extremitäten nur wenig grösser als normal. Geschlechtsorgane stark hypertrophisch. Penis von ausgesprochen virilem Typus; Länge des Penis 5 cm. Scrotum gross und schlaff herunterhängend; Hoden haselnussgross. Haut des Penis und Scrotums stark pigmentiert. Um die Radix penis war ein Kranz von dunkeln kurzen Pubeshaaren vorhanden. Keine Bart-, Axillar- oder Perinealhaare. Sehr häufig wurden starke Erektionen beobachtet. Das Kind zeigte verschiedene nervöse Störungen spastischer Natur und war imbecill. Nach Krabbe.

und „fest mit der Hacke zufassend, wie ein starker Knecht, den Dung geschickt in den Leiterwagen warf“ [1]). Die definitive Körpergrösse



Abb. 134.
Röntgenbild der Hand eines $13\frac{1}{2}$jährigen Mädchens mit sexueller Frühreife. (Der in Abb. 131 u. 132 dargestellte Fall.) Natürl. Grösse. Epiphysenfugen sämtlicher Knochen völlig geschlossen. Nach einer noch nicht veröffentlichten Aufnahme von Krabbe.

der sexuell frühreifen Individuen geht jedoch nicht über das normale Mass hinaus. Es kommt sogar vor, dass die so rasch wachsenden sexuell frühreifen Kinder eine geringere definitive Körpergrösse

[1]) Hirschfeld, l. c. S. 71.

erreichen als normale Menschen. Das liegt daran, dass bei den sexuell frühreifen Individuen die Epiphysenfugen sehr frühzeitig verknöchern (Abbildung 134, 135 und 136). Das Verhalten des Skeletts ist hier demjenigen bei den Eunuchoiden gerade entgegengesetzt: wie der Ausfall oder die Abschwächung der innersekretorischen Tätigkeit der Geschlechtsdrüse zu einem längeren Offenbleiben der Epiphysenfugen führt, so bedingt die während des Wachstumsalters vermehrte innersekretorische Tätigkeit der Geschlechtsdrüse einen früheren Verschluss der Epiphysenfugen und einen vorzeitigen Abschluss des Längenwachstums der Knochen.



Abb. 135.
Röntgenbild vom Ellenbogen eines 13½jährigen Mädchens mit sexueller Frühreife. Natürl. Grösse. Völliger Verschluss der Epiphysenfugen. Nach Krabbe.

Zuweilen kommt es bei frühreifen Mädchen auch zur Ausbildung von Merkmalen des anderen Geschlechts, so zu einer starken Behaarung im Gesicht und am Rumpf.

Die vorliegenden Angaben über den Zustand der Geschlechtsdrüsen in Fällen von sexueller Frühreife sind noch sehr unbefriedigend. In manchen Fällen von sexueller Frühreife scheinen Geschwülste des Hodens und des Eierstocks eine Rolle zu spielen. Besonders lehrreich ist in diesem Zusammenhang ein Fall von Sacchi[1]). Es handelte sich um einen Knaben, bei dem sich im sechsten Lebensjahr Zeichen von sexueller Frühreife bemerkbar machten. Der linke Hoden war vergrössert, er war so gross wie beim Erwachsenen. Im neunten Jahr hatte der Knabe eine Körpergrösse von 143 cm, sein Barthaar war stark gewachsen, seine Geschlechtsorgane waren ausserordentlich gross. Der auffallend grosse linke Hoden wurde nun operativ entfernt. Vier Monate nach der Operation waren an Stelle



Abb. 136.
Röntgenbild vom Fussgelenk eines 13½jährigen Mädchens mit sexueller Frühreife. Natürl. Grösse. Völliger Verschluss der Epiphysenfugen. Nach Krabbe.

[1]) Zit. nach Neurath, l. c., p. 71.

des Bartes nur noch feine Härchen vorhanden. Der Penis war weniger lang und weniger dick. Der Geschlechtstrieb, die Pollutionen und Erektionen, die der Knabe früher hatte, schwanden. Auch das allgemeine psychische Verhalten des Knaben wurde mehr dem kindlichen Alter entsprechend. Die Geschwulst im Hoden erwies sich als ein Alveolarkarzinom. In diesem Falle unterliegt es keinem Zweifel, dass die sexuelle Frühreife durch den Einfluss bedingt war, welcher von dem vergrösserten linken Hoden ausging. In anderen, recht zahlreichen Fällen von sexueller Frühreife sind Geschwülste der Nebennieren beobachtet worden, sowohl bei Knaben als bei Mädchen. Auch Geschwülste der Zirbeldrüse sind bei sexueller Frühreife festgestellt worden. Alle diese Befunde machen es sehr wahrscheinlich, dass durch Veränderungen in den Geschlechtsdrüsen oder in anderen Drüsen mit innerer Sekretion die innersekretorische Funktion der Pubertätsdrüse erhöht werden kann. Umsomehr, als auch verschiedene Befunde, wie sie bei der Exstirpation der Nebenniere und der Zirbeldrüse erhoben worden sind, Beziehungen zwischen diesen Drüsen und der Pubertätsdrüse vermuten lassen. Leider besitzen wir aber noch keine genügenden Kenntnisse über die histologischen Verhältnisse in den Geschlechtsdrüsen nach Exstirpation der Nebennieren oder der Zirbeldrüse und bei der sexuellen Frühreife. Eingehendere Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Pubertätsdrüse bei der sexuellen Frühreife und unter den erwähnten experimentellen Bedingungen erfährt, müssen jetzt ausgeführt werden.

Nach Steinach[1]) soll auch bei Meerschweinchen und Ratten eine sexuelle Frühreife vorkommen. Das frühreife Rattenmännchen ist nach Steinach schon innerhalb des nackten Wurfes durch die Behaarung ausgezeichnet. Es wächst schneller als das normale Tier, Penis, Prostata und Samenblasen sind schon in der Jugend voll entwickelt. Das frühreife Tier ist auch mutiger und angriffslustiger als das normale. Die jugendlichen, körperlich noch nicht ausgewachsenen frühreifen Tiere haben Erektions- und Begattungsfähig-

[1]) Steinach und Holzknecht, Erhöhte Wirkungen der inneren Sekretion bei Hypertrophie der Pubertätsdrüsen. Arch. f. Entw.-Mech., B. 42, 1916, S. 504 u. ff.

keit und können grosse brünstige Weibchen bespringen. In den Geschlechtsdrüsen solcher frühreifen Tiere glaubt Steinach eine normale Entwicklung der Samenkanälchen, aber eine Hypertrophie des Zwischengewebes gefunden zu haben.

XI. Kapitel.

Pubertätsdrüse und Formbildung.

„Es erhebt sich nicht ein höheres Gesetz über den niederen Gesetzen, die die Bewegungen der einzelnen Elemente regulieren, so dass jedes der letzteren einer doppelten Gesetzgebung ... unterläge; dies wäre ein völliger Anthropomorphismus ... Wenn wir die Summe dieser Bewegungen zu einem Gesamtgeschehen zusammenfassen, so kann für dasselbe nicht ein besonderes Gesetz beansprucht werden, da schon durch jene primären Gesetze, und allein durch sie, jede überhaupt stattfindende Bewegung ihre zureichende Erklärung findet."

Georg Simmel.

Im Verlaufe unserer Betrachtungen sind wir immer wieder auf die Frage zurückgekommen, wie sich der gestaltende Einfluss der Pubertätsdrüse auf den wachsenden Organismus äussert. Indem wir hier in einem besonderen Kapitel die Bedeutung der Pubertätsdrüse für die Formbildung einer Betrachtung unterziehen wollen, werden wir von der Absicht geleitet, das in den vorausgegangenen Kapiteln darüber Gesagte in einheitlicher Weise zusammenzufassen.

A. Die asexuelle Embryonalform.

Die Kastrationsversuche am Menschen und am Säugetier haben es wahrscheinlich gemacht, dass der Organismus durch die Kastration einer für beide Geschlechter gemeinsamen Form angenähert wird. Es sei hier nur erinnert an die Beckenform beim frühkastrierten Säugetier, welche beim männlichen und weiblichen Kastraten sehr ähnlich ist, an den ganzen Habitus des Ochsen und der Schnitzkalbin, die einander viel ähnlicher sind, als Stier und Kuh. Ganz besonders augenfällig wurde uns dieses Verhältnis bei den Vögeln. Wir haben die Tatsache kennen gelernt, dass der kastrierte Hahn

und das kastrierte Huhn in ihrem äusseren Aussehen zum Verwechseln ähnlich sind: das Federkleid beider ist kaum von einander zu unterscheiden, beide tragen Sporen. Die Kastration lässt eine „asexuelle Form" entstehen, wie Tandler sich ausgedrückt hat.

Früher wurde vielfach angenommen, dass infolge der Kastration ein „Umschlag" in das andere Geschlecht stattfinde. Das Fettpolster und die Bartlosigkeit des männlichen Kastraten, die Barthaare der Frau im Klimakterium schienen gute Belege für diese Auffassung. Nun ist aber das Fettpolster des männlichen Kastraten, wie Tandler und Groß gezeigt haben, keinesfalls dem Fettpolster des Weibes gleichzusetzen: es ist beim männlichen Kastraten ganz anders lokalisiert als beim normalen Weibe. Ferner hat Steinach gefunden, dass die für die weibliche Ratte charakteristische Fettansammlung in der Beckengegend beim männlichen Kastraten keinesfalls auftritt, wohl aber beim feminierten Männchen. Was die Barthaare der Frau in der Menopause betrifft, so ist die Zahl der Frauen, bei denen in der Menopause die Barthaare wachsen, gegenüber der Zahl der Frauen in der Menopause überhaupt, zu gering, als dass man auf dieser Beobachtung den Schluss aufbauen könnte, dass bei Wegfall der Pubertätsdrüsenwirkung die Geschlechtsmerkmale in den Typus des anderen Geschlechts umschlagen. Auch haben wir schon darauf hingewiesen, dass nach Tandler und Groß auch beim männlichen Kastraten Barthaare vorkommen, die denjenigen bei der Frau in der Menopause ähnlich sind. Aber auch der Fall, dass infolge der Kastration bei dem einen Geschlecht Merkmale auftreten, die für das andere Geschlecht charakteristisch sind, ist noch kein Beweis dafür, dass die Kastration einen Umschlag in das andere Geschlecht hervorruft. Zwar nimmt die kastrierte Henne das Federkleid und die Sporen des Hahnes an. Aber der kastrierte Hahn erwirbt nicht die Merkmale der Henne. Während die Annahme eines männlichen Gefieders durch das Weibchen bei den verschiedenen Vogelarten recht häufig in der Literatur erwähnt wird, ist von dem umgekehrten Fall, d. h. von einem weiblichen Gefieder beim Männchen, nur sehr selten die Rede. Dass ein alter Hahn die Fähigkeit einbüsst, sein Federkleid bei der Mauserung in der alten Pracht zu erneuern,

so dass er manche Defekte in seinem Federkleid zeigt, mag vorkommen. Aber von einem Umschlag in die Merkmale des anderen Geschlechts kann beim alternden Hahn nicht die Rede sein. Auf der anderen Seite ist die kastrierte Henne nicht dem normalen, sondern dem kastrierten Hahn oder dem Kapaun ähnlich, und wir dürfen mit gutem Recht die ganze Situation so deuten, dass die „asexuelle Form" bei vielen Vogelarten mehr dem männlichen Typus ähnlich ist als dem weiblichen.

Es sollen an dieser Stelle nicht die stammesgeschichtlichen Probleme diskutiert werden, welche Tandler, Keller, Groß[1]) und Kammerer[2]) aufgeworfen haben im Anschluss an die Tatsache, dass bei Wegfall der Pubertätsdrüsenwirkung eine „asexuelle Form" zustandekommt. Hier interessiert uns vor allem die Individualgeschichte, die Formbildung des Individuums, und es fragt sich für uns, welche embryologischen Gesetze in dieser Tatsache zum Ausdruck kommen.

Ich habe in den vorausgehenden Kapiteln zu zeigen versucht, dass man die embryonale Anlage des Organismus als eine „asexuelle Embryonalform"[3]) auffassen kann, in dem Sinne, dass ein asexuelles Soma vorhanden ist, dem erst durch die zur Differenzierung gelangte männliche oder weibliche Pubertätsdrüse die Geschlechtsmerkmale aufgeprägt werden. Diese Annahme hat natürlich zur Voraussetzung, dass die gestaltenden Wirkungen der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüse verschieden oder geschlechts-

[1]) Tandler und Keller, Ueber den Einfluss der Kastration auf den Organismus. IV. Die Körperform des weiblichen Frühkastraten des Rindes. Arch. f. Entw.-Mech. B. XXXI, 1910. — Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913. Vgl. S. 29 und 133.

[2]) Kammerer, Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschritte d. naturwiss. Forsch., B. V., 1912. Vgl. Kap. IX.

[3]) Lipschütz, Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen. Anzeiger der Akad. der Wissensch. in Wien, 1917. — Archiv für Entwicklungsmechanik, B. 44, 1918. — Wie ich nachträglich ersehe, habe ich mich auf S. 23 dieses Buches, Anm. 4, geirrt: das Zitat muss heissen „Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Zentralbl. für Physiologie, B. 27, 1913". Derselbe Irrtum im Zitat ist mir auch in meinen früheren Arbeiten unterlaufen. — Auch Biedl hat sich gegen ein „angeborenes Somageschlecht" ausgesprochen. — Vgl. Innere Sekretion, 2. Aufl. II. B., S. 219.

spezifisch sind. Steinachs Feminierungs- und Maskulierungsversuche, die durch die Beobachtungen von Brandes, Goodale, Athias, Lipschütz, Pézard, Lichtenstern und Sand bestätigt und erweitert worden sind und für die wir im vorigen Kapitel Parallelen aus der Lehre von den Missbildungen heranziehen konnten, haben mit vollkommener Sicherheit gezeigt, dass die Pubertätsdrüsen geschlechtsspezifisch wirken. Mag das Sekret der Pubertätsdrüsen auch solche für die normale Entwicklung des Organismus nötige Stoffe enthalten, die nicht geschlechtsspezifisch wirken. Das ist sehr wahrscheinlich, wie z. B. die Injektionsversuche von Steinach und Meisenheimer an Fröschen und wie die Beobachtungen über die Beziehungen der Pubertätsdrüsen zu den anderen Drüsen mit innerer Sekretion zeigen. Aber in keinem Falle können diese Befunde die Tatsache berühren, dass die Pubertätsdrüsen auch in geschlechtsspezifischer Weise auf den Organismus wirken.

Pézard[1]) hat schon allein auf Grund seiner Kastrationsversuche an Vögeln die Auffassung vertreten, dass die embryonale Form als „neutral" in sexueller Beziehung zu betrachten sei[2]).

B. Die Fixierung der Geschlechtsmerkmale.

Die Annahme, dass die Geschlechtsmerkmale einer asexuellen Embryonalform erst durch die Pubertätsdrüse aufgeprägt werden, hat, wie gesagt, eine wichtige Stütze in der Tatsache, dass die Kastration gleichsam eine asexuelle Form hervorbringt, die beiden Geschlechtern gemeinsam ist, und dass es durch Implantation einer andersgeschlechtlichen Pubertätsdrüse — durch die gekreuzte Transplantation — gelingt, einen Organismus zu feminieren oder zu maskulieren. Aber die Annahme, dass ein asexuelles Soma vorhanden ist, ist von so grosser Tragweite für die ganze Lehre von der Formbildung, dass

[1]) Vgl. Kapitel II, Abschnitt C, 2.

[2]) (Anm. bei der Korrektur.) Auch Richard Goldschmidt nimmt an, dass bei den Säugetieren die sexuelle Differenzierung allein von den Geschlechtsdrüsen bestimmt wird, während er die Ergebnisse der Kastrationsversuche bei Vögeln in einem anderen Sinne deutet. Vgl. Goldschmidt, Intersexuality and the endocrine aspect of sex. Endocrinology, Vol. I, 1917.

man alle möglichen Einwände durchgehen muss, bevor man sich entschliessen darf, diese Auffassung in die Entwicklungsphysiologie einzuführen.

An erster Stelle steht natürlich der Einwand, dass man das Ergebnis der Kastrationsversuche und ebenso der Feminierungs- und Maskulierungsversuche auch noch in einem anderen Sinne deuten kann. Man könnte sagen, diese Versuche beweisen wohl, dass die Pubertätsdrüsen einen Einfluss auf die Geschlechtsmerkmale ausüben, indem sie diese zur Vollendung oder zur Reife bringen; aber das schliesse nicht aus, dass die Geschlechtsmerkmale schon dem embryonalen Soma eigen, dass sie in diesem „angelegt“ seien. Bleiben doch viele Geschlechtsmerkmale bis zu einem gewissen Grade auch dann erhalten, wenn die Wirkung der Pubertätsdrüsen ausgeschaltet wird, wie das bei der Kastration der Fall ist, und sie widerstehen bis zu einem gewissen Grade dem Einfluss der Pubertätsdrüsen, wenn sie der Wirkung einer andergeschlechtlichen Pubertätsdrüse unterworfen werden, wie bei der Feminierung oder Maskulierung. Es genügt hier, darauf hinzuweisen, dass die Kastration zwar das Wachstum der Brustdrüsen und des Uterus beim Weibchen, des Penis, der Prostata und der Samenblasen beim Männchen verlangsamt oder sogar ganz hemmt, dass jedoch niemals eine vollständige Rückbildung dieser Organe eintritt. Auch den Wirkungen, welche die Organe unter dem Einfluss der Feminierung oder der Maskulierung ausgesetzt sind, setzen die Organe einen Widerstand entgegen. Der Entwicklungsverlauf und das Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei der Kastration und bei der gekreuzten Transplantation zeige uns, mit anderen Worten, eine gewisse Selbständigkeit an, in dem Sinne, dass ein für das Geschlecht spezifischer Charakter den Organen auch unabhängig von der Pubertätsdrüse eigen sei. Man muss diesem Einwand mit dem Hinweis begegnen, dass alle Kastrationsversuche und Transplantationsversuche an Tieren ausgeführt werden, die schon vor längerer Zeit den Weg der sexuellen Differenzierung beschritten haben [1]). Die sexuelle Differenzierung beginnt schon während der frühen embryonalen Entwicklung, und die Geschlechtsmerkmale sind

[1]) Vergl. Kapitel II, A. 2, und II, D. 2.

darum zur Zeit der Kastration oder der gekreuzten Transplantation schon so weit fixiert, dass sie bis zu einem gewissen Grade weiter bestehen bleiben, wenn der Einfluss der Pubertätsdrüse wegfällt oder wenn sein Vorzeichen verändert wird. Die einzelnen Gewebe des Organismus haben ihre ganz bestimmte Wachstumsintensität, ausgedrückt in der Zahl der Zellteilungen in der Zeiteinheit. Je länger der Zeitraum, der seit der Befruchtung der Eizelle vergangen ist, desto geringer ist im allgemeinen die Wachstumsintensität, die bei einzelnen Geweben, z. B. dem Nervensystem, bald nach der Geburt auf Null abgesunken ist[1]). Wir müssen nun annehmen, dass ein Gewebe, dessen Wachstumsintensität im Verlaufe der individuellen Entwiklung schon eine weitgehende Abnahme erfahren hat, auf die fördernden oder hemmenden Reize, die es von Seiten anderer Teile des Organismus treffen, in geringerem Grade reagieren wird, als ein Gewebe mit noch ungeschwächter Wachstumsintensität. Auf Grund der Feminierungs- und Maskulierungsversuche von Steinach und auf Grund der Beobachtungen, die ich über die Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ gemacht habe, habe ich versucht, meine Annahme auf ihre Richtigkeit zu prüfen[2]).

Wie wir im VI. Kapitel gesehen haben, werden bei der Implantation von Ovarien im kastrierten männlichen Meerschweinchen die Brustdrüsen und Brustwarzen zur Entwicklung angeregt. Die rudimentären Anlagen der Brustdrüsen und Brustwarzen des Männchens werden zu typischen weiblichen Organen umgestaltet, die Milch sezernieren können. Die rudimentären Brustdrüsen des Männchens werden in Bau und Funktion in Organe umgewandelt, wie sie normalerweise nur beim trächtigen oder säugenden Weibchen vorhanden sind. Es findet nicht nur eine Feminierung, sondern eine Hyperfeminierung dieser Organe statt. Während nun die Brustdrüsen des feminierten Männchens diese Hyperfeminierung erfahren, kommt bei den Schwellkörpern der Clitoris des maskulierten weiblichen

[1]) Minot, The problem of age, growth and death. London 1908. — Lipschütz, Zur Allgemeinen Physiologie des Wachstums. Zeitschrift f. Allgem. Physiol., B. XVII., 1918.

[2]) Lipschütz, Prinzipielles zur Lehre von der Pubertätsdrüse. Archiv f. Entw.-Mech., B. 44, 1918.

Meerschweinchens nur eine unvollständige Maskulierung zustande, obgleich bei demselben Tier andere Geschlechtsmerkmale, wie die Körpergrösse und das psycho-sexuelle Verhalten, sich im Zustande einer Hypermaskulierung befinden können. Wir haben gesehen, dass das penisartige Organ des maskulierten Weibchens an Länge hinter dem Penis eines normalen Männchens weit zurücksteht; auch fehlt dem Penis das Corpus cavernosum urethrae. Es fragt sich nun, warum die Brustdrüsen und Brustwarzen des feminierten Männchens sich anders verhalten als die Schwellkörper der Clitoris beim maskulierten Weibchen. Beide unterliegen der fördernden Wirkung der Pubertätsdrüsen, unterliegen ihr in einem stärkeren Masse als unter normalen Verhältnissen. Trotzdem ist ihr Verhalten verschieden, und es ist klar, dass dieses unterschiedliche Verhalten von Brustdrüsen und Schwellkörpern nur dadurch bedingt sein kann, dass zur Zeit, wo die experimentelle Feminierung oder Maskulierung einsetzt, diese Organe nicht die gleiche Plastizität, wenn man so sagen darf, besitzen. Die Wachstumsintensität der Brustdrüse hat augenscheinlich ihren ursprünglichen Grad beibehalten, diejenige der Schwellkörper der Clitoris muss ihren ursprünglichen Grad eingebüsst haben.

Eine Betrachtung über den Entwicklungszustand, in welchem sich Brustdrüsen und Schwellkörper bei jugendlichen Meerschweinchen befinden, zeigt uns mit aller nur erwünschten Deutlichkeit, dass dem so sein muss. Bei zwei bis drei Wochen alten Meerschweinchen, sowohl bei Männchen als bei Weibchen, sind die Brustdrüsen und Brustwarzen noch wenig entwickelt. Ihr Wachstum fällt in ein späteres Alter, und erst in der Gravidität erreichen sie den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Steinach nahm die Feminierung der Männchen im Alter von zwei bis drei Wochen vor. In diesem Alter haben die Brustdrüsen und Brustwarzen des Männchens ungefähr denselben Entwicklungsgrad erreicht wie beim gleichaltrigen Weibchen. Wir können es unter diesen Umständen wohl verstehen, dass Brustdrüsen und Brustwarzen beim Männchen auf die fördernden Einflüsse der weiblichen Pubertätsdrüse in derselben Weise reagieren werden wie beim

normalen Weibchen. Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse, wenn wir die Schwellkörper der Clitoris und des Penis miteinander vergleichen. Der Penis hat beim zwei bis drei Wochen alten Männchen schon eine ziemliche Grösse erreicht, er ist um ein vielfaches grösser als die Schwellkörper der Clitoris beim gleichaltrigen Weibchen. Die Clitoris-Schwellkörper dagegen sind beim weiblichen Meerschweinchen in diesem Alter nicht viel grösser als beim weiblichen Embryo in der letzten Woche des intrauterinen Lebens, wie ganz ungefähr die schematischen Figuren 107 und 114 zeigen. Wir müssen berücksichtigen, dass die Schwellkörper im weiblichen Organismus dem hemmenden Einfluss der weiblichen Pubertätsdrüse unterliegen. Das ergibt sich in klarer Weise aus den Feminierungsversuchen an Ratten und Meerschweinchen: der Penis der feminierten Ratte oder des feminierten Meerschweinchens ist viel kleiner als derjenige des kastrierten Männchens, der Penis des feminierten Tieres ist auf den ersten Blick von demjenigen eines Kastraten zu unterscheiden. Es geht aus alledem hervor, dass beim wenige Wochen alten weiblichen Meerschweinchen die Entwicklung der Clitoris unter der hemmenden Einwirkung der weiblichen Pubertätsdrüse schon so ziemlich zu ihrem Abschluss gelangt ist, dass zur Zeit, wo die Implantation des Hodens in den weiblichen Organismus vorgenommen wird, die Clitoris, im Gegensatz zur Brustdrüse, ein schon mehr oder weniger fixiertes Geschlechtsmerkmal darstellt. Die Schwellkörper der Clitoris werden bei der experimentellen Maskulierung den fördernden Einflüssen der männlichen Pubertätsdrüse in einem Zustand unterworfen, der sehr von demjenigen abweicht, in welchem die Schwellkörper-Anlagen des normalen Männchens während der embryonalen Entwicklung unter die fördernden Einflüsse der männlichen Pubertätsdrüse kommen. Die Maskulierung setzt zu einem Zeitpunkt ein, wo die Wachstumsintensität der Schwellkörper im weiblichen Organismus schon abgesunken sein muss, wenn auch ein bestimmter Grad von Wachstumsintensität noch vorhanden ist. Mag die Menge der Pubertätsdrüsenzellen vermehrt, der Grad der fördernden Wirkung der Pubertätsdrüse

erhöht sein: die Maskulierung erreicht nicht jene Höhe wie beim normalen Männchen.

Auch der Fall ist denkbar, dass eine ursprünglich vorhandene Anlage unter dem Einfluss der Pubertätsdrüse schwindet. Dann kann natürlich keine Rede davon sein, dass das entsprechende Organ bei der Implantation einer heterosexuellen Keimdrüse positiv reagiert. Während die Brustwarzen beim feminierten Meerschweinchen in so ausgiebiger Weise auf die weibliche Pubertätsdrüsen-Wirkung reagieren, konnte Steinach bei der feminierten Ratte einen Einfluss der Ovarienimplantation auf die Entwicklung von Brustdrüsen oder Brustwarzen nicht feststellen, obwohl sonst alle Zeichen einer gelungenen Feminierung vorhanden waren. Sand hat diesen Befund bestätigt. Brustwarzen sind beim Rattenmännchen, im Gegensatz zum männlichen Meerschweinchen, nicht vorhanden. Die Brustdrüsen sind bei der männlichen Ratte, wie J. A. Myers gezeigt hat, im Alter von vier Wochen wohl noch vorhanden, augenscheinlich sogar gleich gut entwickelt wie beim weiblichen Tier. Aber etwa um die fünfte Woche beginnen die Milchgänge beim Weibchen sich stärker zu verzweigen als beim Männchen[1]). Man darf darum wohl sagen, dass der Brustdrüsenapparat des jugendlichen Meerschweinchens und der jugendlichen Ratte sich wie zwei Anlagen gegenüberstehen, von denen die eine noch einen hohen Grad von Wachstumsintensität aufweist, während die andere unter dem Einfluss der hemmenden Wirkung der Pubertätsdrüse schon an Wachstumsintensität eingebüsst hat, oder ganz geschwunden ist, wie das für die Brustwarzen bei der männlichen Ratte zutrifft. Die Frage sollte wegen ihrer grossen prinzipiellen Bedeutung experimentell weiter verfolgt werden[2]).

---

[1]) J. A. Myers, Studies on the mammary gland. III. A comparison of the developing mammary glands in male and female albino rats from the late fetal stages to ten weeks of age. Anatomical Record, Vol. 13, 1917. — Vgl. auch die früheren Arbeiten desselben Autors: The Growth and distribution of the milk-ducts and the development of the nipple in the albino rat from birth to ten weeks of age. Americ. Jl. of Anatomy, Vol. 19, 1916. — II. The fetal development of the mammary gland in the female albino rat. Americ. Jl. of Anatomy, Vol. 22, 1917.

[2]) Vgl. auch S. 273. — Namentlich wäre genauer zu untersuchen (in derselben Weise, wie es Myers für die Ratte getan hat), wie sich die Brust-

Wie sehr die Reaktion eines Organs auf die Kastration von der Wachstumsintensität oder der Plastizität abhängt, welche seinen Geweben zur Zeit der Kastration eigen ist, zeigen uns auch sehr deutlich Versuche von Pézard und Goodale. Bei den Hühnern kommen im Alter von zwei Monaten Geschlechtsunterschiede im Gefieder zum Vorschein, indem zu Ende des zweiten Monats die Hals-, Rumpf- und Sichelfedern beim Hähnchen zu wachsen anfangen. Es hat also um diese Zeit beim Hühnchen schon die hemmende Wirkung des Ovariums eingesetzt und in geschlechtsspezifischer Richtung fixierend auf das Gefieder gewirkt. Wird nun ein Hühnchen im Alter von etwa zwei Monaten kastriert, so erscheint das männliche Gefieder nicht sofort nach der Kastration, sondern mit einer grossen Verspätung, die in den Versuchen von Pézard etwa vier Monate betrug: das männliche Gefieder erscheint erst bei der Mauserung. Das schon fixierte weibliche Gefieder bleibt bis zur Mauserung erhalten, es wird durch die Kastration nicht abgeändert. Die Folgen der Kastration bestehen nur darin, dass das Gefieder, welches bei der Mauserung neu sprosst, sich unbeeinflusst vom Ovarium entwickelt und auf diese Weise den männlichen Typus annimmt. Der Umschlag des weiblichen Gefieders in den männlichen Typus lässt nach der Kastration umso länger auf sich warten, je länger es noch bis zur nächsten Mauserung, die im Frühling stattfindet, dauern muss. Stirbt das kastrierte Hühnchen vor der Mauserung, so lässt sich ein Einfluss der Kastration auf das weibliche Gefieder überhaupt nicht feststellen [1]). Wenn jedoch die Kastration während der Mauserung vorgenommen wird, wie das in einer Anzahl von Versuchen von Goodale der Fall war, so zeigen manche Federn in ihrer Farbe, ihrem Farbmuster und sogar in ihrer Form eine Mischung von männlich und weiblich. Der räumliche Anteil von männlich und weiblich hängt bei jeder einzelnen Feder von ihrem Alter zur Zeit der Kastration ab [2]).

---

drüse beim jugendlichen Meerschweinchen verhält; ferner, wie sich die Brustdrüsen beim jugendlichen Meerschweinchen und bei der jugendlichen männlichen Ratte verhalten, wenn gleich nach der Geburt die Kastration vorgenommen wird.

[1]) Pézard, Le conditionnement . . . p. 139.

[2]) Goodale, Gonadectomy etc., p. 31.

Es geht aus alledem deutlich hervor, dass jeder einzelne Teil des Somas auf die Kastration oder auf die gekreuzte Transplantation verschieden reagiert, je nach der Wachstumsintensität dieses Teiles zur Zeit der Operation. Im Allgemeinen wird die Abänderung des Somas durch Kastration oder durch Implantation einer heterosexuellen Pubertätsdrüse natürlich um so schwieriger sein, je länger der Zeitraum war, welcher der Pubertätsdrüse für die fixierende Tätigkeit zur Verfügung stand. Gegen die Annahme einer asexuellen Embryonalform, die erst durch die zur Differenzierung gelangte Pubertätsdrüse ihr sexuelles Gepräge bekommt, kann also keinesfalls die Tatsache geltend gemacht werden, dass manche Geschlechtsmerkmale der Kastration oder der gekreuzten Transplantation bis zu einem gewissen Grade widerstehen. Dieser Einwand hat keine Berechtigung. Der negative Ausfall eines Versuches, ein Geschlechtsmerkmal durch Kastration oder gekreuzte Transplantation abzuändern, darf niemals ohne weiteres im Sinne einer Unabhängigkeit dieses Geschlechtsmerkmals von der Pubertätsdrüse verwertet werden.

Es ist natürlich auch möglich, dass die Fixierung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüse nur latent ist. In diesem Sinne könnten die Befunde verwertet werden, die Steinach[1]) an frühkastrierten Rattenmännchen erhoben hat. Die Tiere waren zur Zeit, als die Kastration vorgenommen wurde, noch nicht geschlechtsreif. Zur Zeit der Pubertät zeigten jedoch die Kastraten, wie wir oben (S. 39) gesehen haben, sexuelle Neigung, die allerdings nicht mit Erektions- und Begattungsfähigkeit verknüpft war. Nach einiger Zeit schwand die sexuelle Neigung der Kastraten wieder.

C. Zur Entwicklung gelangte Merkmale der asexuellen Embryonalform als Geschlechtsmerkmale.

Es steht also für uns fest, dass man den negativ ausgefallenen Versuch, die Geschlechtsmerkmale durch Kastration oder Implan-

[1]) Steinach, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Pflügers Arch. B. 56, 1894.

tation abzuändern, nicht ohne weiteres in dem Sinne deuten darf, dass eine Unabhängigkeit dieser Merkmale von der Pubertätsdrüse vorhanden ist. Aber nicht ein jedes Persistieren von Geschlechtsmerkmalen nach der Kastration weist darauf hin, dass hier ein fixiertes Geschlechtsmerkmal vorliegt. Wir haben oben die Tatsache kennen gelernt, dass bei den Hühnervögeln manche Geschlechtsmerkmale der Kastration widerstehen, so das Federkleid und die Sporen des Hahnes[1]). Mann könnte hier zweierlei denken: erstens, dass die der Kastration widerstehenden Merkmale zur Zeit der Kastration schon so weit fixiert waren, dass ihre Abänderung nicht mehr möglich war, oder zweitens, dass diese Geschlechtsmerkmale nichts anderes sind als zur Entwicklung gelangte Merkmale der asexuellen Embryonalform, die dem formbildenden Einfluss der Pubertätsdrüse nicht unterliegen und sich darum unbeeinflusst entfalten können, wenn die Wirkung der Pubertätsdrüsen durch Kastration ausgeschaltet wird. Da wir nun ferner gesehen haben, dass die im jugendlichen Alter kastrierte Henne das Federkleid und die Sporen des Hahnes erwirbt, so ist sehr wahrscheinlich, dass die zweite Annahme richtig ist: das Wachstum des Gefieders und der Sporen geht beim Hahn bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der männlichen Pubertätsdrüse vor sich, während es bei der Henne unter dem Einfluss der weiblichen Pubertätsdrüse Abänderungen erfährt. Gewissheit bringen hier die Versuche mit gekreuzter Transplantation: die Tatsache, dass man das Wachstum des Federkleides beim Hahn in weibliche Bahnen lenken kann, wenn man ihm gleich nach der Kastration Ovarien implantiert.

So unterliegt es gar keinem Zweifel, dass es Geschlechtsmerkmale gibt, welche man als zur Entwicklung gelangte Merkmale der asexuellen Embryonalform zu betrachten hat, und die uns nur darum als Geschlechtsmerkmale imponieren, weil sie beim anderen Geschlecht unter dem Einfluss der Pubertätsdrüse abgeändert worden sind. Der Annahme, dass eine asexuelle Embryonalform vorhanden ist, die erst unter dem Einfluss der Pubertätsdrüse der sexuellen Differenzierung zugeführt wird, steht somit auch die Tatsache nicht entge-

[1]) Vgl. Kapitel II.

gen, dass manche Geschlechtsmerkmale von der Pubertätsdrüse wirklich unabhängig sind.

Alles in allem: die Unabhängigkeit mancher Geschlechtsmerkmale von der Pubertätsdrüse braucht nicht darauf zurückgeführt zu werden, dass diese Merkmale schon im Embryo als *Geschlechts*merkmale vorhanden sind, sondern nur darauf, dass diese Merkmale der asexuellen Embryonalform bei dem einen Geschlecht von der Pubertätsdrüse unbeeinflusst zur Entwicklung gelangen, während sie beim anderen Geschlecht unter dem Einfluss der Pubertätsdrüse eine Abänderung erfahren.

Goodale und Pézard haben schon auf Grund ihrer Kastrationsversuche auf diese Beziehungen hingewiesen. Leider hat aber Goodale in seinen späteren Betrachtungen nicht konsequent an dieser Auffassung festgehalten. Goodale hat nämlich gefunden, dass die Sporen bei kastrierten Hennen auch dann gut entwickelt sein können, wenn es bei ihnen nachträglich zu einer Regeneration des Ovariums kommt, ja dass die Sporen trotz Regeneration des Ovariums vielleicht sogar noch zu wachsen fortfahren. In den Feminierungsversuchen von Goodale waren trotz des weiblichen Federkleides Sporen vorhanden. Auf Grund dieser Beobachtungen nimmt Goodale[1]) an, dass die embryonale Anlage in den einzelnen Fällen verschieden sei, und dass aus diesem Grunde die Reaktion auf die Kastration und auf die gekreuzte Transplantation in den einzelnen Versuchen natürlich verschieden ausfallen muss. Ich halte diese Deutung für verfehlt. Wir haben gesehen, dass die einzelnen Geschlechtsmerkmale, welche in ihrer Gestaltung von den Pubertätsdrüsen abhängig sind, in verschiedenem Masse auf die Kastration oder die gekreuzte Transplantation reagieren, und wir haben angenommen, dass sie im Verlaufe der individuellen Entwicklung in verschiedenem Grade durch die Pubertätsdrüsen fixiert worden sind. Auf Grund allgemein-physiologischer Erwägungen müssen wir aber auch annehmen, dass die Wachstumsintensität der ver-

[1]) Goodale, Feminized male birds. Genetics, Vol. 3, 1918, p. 291.

schiedenen Gewebe im Laufe der individuellen Entwicklung nicht nur durch die Pubertätsdrüsen beeinflusst wird, sondern dass auch die Stoffwechselprodukte, die im Stoffwechsel anderer, entfernter Organe oder im Stoffwechsel der Zellen der einzelnen Gewebe selbst entstehen, zur Hemmung des Wachstums beitragen[1]). In gleicher Weise dürfen wir vermuten, dass der physiologische Zustand eines Organs, der sich in seiner Wachstumsintensität ausdrückt, durch die Stoffwechselprodukte dieses Organs und anderer Organe nicht nur in einem negativen, sondern auch in einem positiven Sinne beeinflusst werden kann. Es ist darum sehr wahrscheinlich, dass auch die einzelnen von der Pubertätsdrüse des einen Geschlechts unabhängigen Geschlechtsmerkmale, wie es das Gefieder und die Sporen sind, zu einem gegebenen Zeitpunkt der Entwicklung des Tieres einen verschiedenen Grad von Fixierung besitzen, dass sie Abänderungsversuchen in verschiedenem Masse widerstehen werden. Eine Abänderung dieser Geschlechtsmerkmale kann experimentell natürlich nur durch die gekreuzte Transplantation vorgenommen werden. Wir haben oben schon darauf hingewiesen (vgl. S. 395 ff.), wie sehr die Reaktion eines Organs auf die gekreuzte Transplantation von dem Zeitpunkt abhängt, zu welchem der Eingriff vorgenommen wird. Es ist von vornherein zu erwarten, dass bei der erfolgreichen experimentellen Feminierung eines Hahnes das männliche Gefieder erst bei der nächsten Mauserung durch ein weibliches Gefieder ersetzt werden wird, und die Beobachtung lehrt, dass das wirklich der Fall ist. Ebenso war in den Versuchen von Goodale, in denen es bei kastrierten Hennen später zu einer Regeneration von Ovarialgewebe kam, gar nicht zu erwarten, dass die Sporen schwinden werden; ja es war auch nicht unbedingt zu erwarten, dass die Sporen ihr Wachstum ganz einstellen werden. Ein Wachstum, das von irgendwelchen, nicht geschlechtsspezifischen Stoffwechselprodukten positiv beeinflusst wird und ein bestimmtes Tempo erreicht hat, braucht nicht sofort vollständig stillzustehen, wenn es nachträglich unter den Einfluss der hemmenden Wirkung

[1]) Lipschütz, Zur allgemeinen Physiologie des Wachstums. Zeitschr. f. allgem. Physiol. B. XVII, 1918.

der weiblichen Pubertätsdrüse gelangt. Derselbe Einwand kann gegen die Deutung erhoben werden, welche Goodale in seinen Feminierungsversuchen anwendet, in denen das Wachstum der Sporen nicht vollständig gehemmt wurde.

Alle diese Fragen sind auch für die Lehre von den Missbildungen von der grössten Bedeutung, weil es sehr wahrscheinlich ist, dass die grosse Mannigfaltigkeit der Missbildungen, die man als Hermaphroditismus zusammenfasst, zum Teil zurückzuführen ist auf die verschiedenen zeitlichen Verhältnisse in der Einwirkung der Pubertätsdrüsen auf das Soma und das psycho-sexuelle Verhalten. Wie Goodale, hat auch Steinach in der Diskussion seiner Feminierungs- und Maskulierungsversuche und ebenso in der Diskussion des Hermaphroditismus das zeitliche Moment nicht genügend berücksichtigt. Ich glaube aber, dass auf dieses Moment, wie ich schon mehrfach hervorgehoben habe, das grösste Gewicht gelegt werden muss[1]). Erst die Erkenntnis, dass die Reaktion des somatischen Substrats, welches der Einwirkung der Pubertätsdrüse zu unterliegen hat, abhängig ist nicht nur von der **Menge** der aktiven geschlechtsspezifisch wirkenden Pubertätsdrüsezellen, sondern auch von der **Zeit**, zu welcher es dieser Einwirkung unterworfen wird — erst diese Erkenntnis wird uns schliesslich zu einer einheitlichen Erklärung aller Abnormitäten und Varianten in der Ausbildung der Geschlechtsmerkmale bei den verschiedenen Individuen derselben Spezies führen.

D. Der Begriff der Feminierung und Maskulierung.

Indem wir annehmen, dass die Geschlechtsmerkmale oder die Geschlechtsunterschiede erst dadurch entstehen, dass die zur Differenzierung gelangten Pubertätsdrüsen an einem asexuellen embryonalen Soma angreifen, sagen wir aus, dass „Feminierung" und „Masku-

[1]) (Anm. bei der Korrektur.) Zu meiner grossen Freude sehe ich, dass R. Goldschmidt die hervorragende Bedeutung des Zeitfaktors für die geschlechtsspezifische Reaktion des Somas in Versuchen an Insekten mit Sicherheit nachgewiesen hat. Vgl. l. c., S. 440 und 441.

lierung" für uns nicht mehr bloss Laboratoriumsbegriffe sein können. Feminierung und Maskulierung müssen uns fortan auch dienen zur begrifflichen Kennzeichnung der normalen gestaltenden und erhaltenden geschlechtsspezifischen Wirkungen der Pubertätsdrüsen auf das Soma[1]). Die erfolgreiche gekreuzte Transplantation, wie sie Steinach und nach ihm Brandes, Goodale, Athias, Pézard und Sand ausgeführt haben, ist am zweckmässigsten als experimentelle Feminierung und Maskulierung zu bezeichnen.

Wir müssen annehmen, dass die feminierende und maskulierende Wirkung der Pubertätsdrüsen sich wahllos auf die verschiedenen, wenn auch nicht auf alle Teile des Organismus erstreckt. Caullery hat recht, wenn er sagt, dass die Sexualität gewissermassen den ganzen Organismus „durchtränkt". Je eingehender man den Organismus morphologisch und physiologisch untersucht, desto grösser wird die Anzahl der Geschlechtsmerkmale; man kann ihre Zahl ins Unendliche vermehren[2]).

Es ist hier am Platze, sich über die Bezeichnung „Pubertätsdrüse" auseinanderzusetzen. Dieser Ausdruck wurde von Steinach eingeführt und mit folgenden Worten begründet: „Die Wirksamkeit der mit der Keimdrüse vereinten, sogenannten inneren Drüse lässt sich nunmehr scharf definieren: sie besteht in der Entwicklung der Pubertät und Erhaltung der ausgebildeten Geschlechtsreife und Geschlechtscharaktere während des zeugungsfähigen Alters. Die Drüse ist bisher als innerer oder innersekretorischer oder interstitieller Anteil der Keimdrüse beschrieben worden. Nachdem ihre Funktion jetzt von der der Keimdrüse im engeren Sinne unterschieden und genau ermittelt ist, dürfte es sich empfehlen, dieselbe statt der ganz allgemeinen und wenig charakterisierenden Bezeichnung nach ihrer Wirkungssphäre ‚Pubertätsdrüse' zu benennen, und ich werde von nun ab in diesen weiteren Studien von der männlichen und in analogem Sinne von der weiblichen Pubertätsdrüse sprechen." [3]) Gegen diese

---

[1]) Lipschütz, Prinzipielles u. s. w. Arch. f. Entw.-Mech. B. 44, 1918.

[2]) Caullery, Les problèmes de la sexualité. Paris 1913. p. 322.

[3]) Steinach, Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen etc. Pflügers Archiv, B. 144, 1912. Vgl. S. 75.

Bezeichnung wenden sich Tandler und Groß[1]). Sie führen folgende Gründe dagegen an: erstens, die Wirksamkeit des innersekretorischen Anteils der Geschlechtsdrüse manifestiert sich schon lange vor der Pubertät; zweitens der innersekretorische Anteil der Geschlechtsdrüse stellt auch lange über die Pubertätszeit hinaus einen der wirksamsten Regulatoren im physiologischen Ablauf der Lebensvorgänge dar; drittens die Pubertät ist nicht ein Vorgang sui generis, denn „die Pubertätsperiode schafft nichts Neues, sie beschleunigt nur die Ausbildung und führt in relativ kurzer Zeit die somatische Reife herbei" (Tandler und Groß, l. c. S. 72). Sind diese Einwände von Tandler und Groß gegen die Eignung des Ausdruckes Pubertätsdrüse berechtigt? Nimmt man allein die Punkte 1 und 2 vor, so muss man gestehen, dass der Ausdruck „Pubertätsdrüse" in seinem ursprünglichen Sinn für die Bezeichnung des innersekretorischen Anteils der Geschlechtsdrüse nicht geeignet ist; denn man darf den innersekretorischen Anteil der Geschlechtsdrüse natürlich nicht mit einem Namen bezeichnen, der nur auf einen begrenzten Zeitraum oder auf eine bestimmte Manifestation der Wirksamkeit dieser Drüse Bezug hat: wenn man die „Pubertät" zeitlich und inhaltlich von der präpuberalen und postpuberalen Entwicklung abgrenzt, so ist es ganz unzulässig, den innersekretorischen Anteil der Geschlechtsdrüse, der vor, während und nach der Pubertät wirksam ist, als Pubertätsdrüse zu bezeichnen. Aber Tandler und Groß teilen diese Auffassung über die Pubertät nicht: die Pubertät schafft nichts Neues, wie sie treffend sagen. Die Erscheinungen der Pubertät sind nur der Ausdruck einer vermehrten Aktivität des innersekretorischen Anteils der Geschlechtsdrüse, wie wir in früheren Kapiteln auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials annehmen mussten (Vgl. Kap. IV, A. 7). Wenn aber dem so ist, dann hat der Begriff der Pubertät seine frühere exklusive Bedeutung verloren. Mögen wir auch fernerhin mit Pubertät einen mehr oder weniger abgrenzbaren Zeitraum, einen Komplex mehr oder weniger charakterisierbarer Entwicklungsvorgänge bezeichnen, der Begriff der Pubertät ist uns jetzt doch mehr

[1]) Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen etc. Berlin 1913. Vgl. S. 72.



geworden: er ist das Symbol der somatischen und psychischen Geschlechtlichkeit und das Symbol der innersekretorischen Aktivität der Geschlechtsdrüse, indem während dieses Zeitraumes die Ausgestaltung der Geschlechtsmerkmale und die innersekretorische Tätigkeit der Geschlechtsdrüse einen sehr hohen Grad, wenn nicht ihren höchsten Grad erreicht. Und wenn ich mich dem Vorschlag von Steinach, den innersekretorischen Anteil der Geschlechtsdrüse als Pubertätsdrüse zu bezeichnen, anschliesse, so möchte ich damit zum Ausdruck bringen, dass ich im Sinne der Hypothese von der asexuellen Embryonalform alle Erscheinungen, welche die somatische und psychische Geschlechtlichkeit ausmachen, als etwas Gemeinsames auffasse, gleichgiltig, ob sie in die Zeit der Pubertät, in die Zeit vor oder nach derselben fallen, gemeinsam im Sinne einer morphischen und funktionellen Aehnlichkeit, gemeinsam auch in dem Sinne, dass ihrer Ausgestaltung und Erhaltung ein und dieselben innersekretorischen Faktoren zugrundeliegen. Im Sinne meiner Auffassung möchte ich darum auch in den Ausdruck Pubertätsdrüse mehr hineinlegen, als es Steinach getan hat. Mit dem dritten Punkte, den Tandler und Groß gegen die Eignung des Ausdruckes „Pubertätsdrüse" anführen, motiviere ich die Eignung dieser Bezeichnung; denn mit dem dritten Punkt heben Tandler und Groß die Punkte 1 und 2 auf, die, wie oben gesagt, allein für sich genommen allerdings ihre Berechtigung hätten, diese jedoch nicht haben, weil eben Punkt 3 nicht vernachlässigt werden darf. Nur wenn die Pubertät ein Vorgang sui generis wäre, hätten Punkt 1 und 2 ihre Berechtigung.

Wir fassen die Erscheinungen der somatischen und psychischen Geschlechtlichkeit vor, während und nach der Pubertät als einander ähnlich auf, als Entwicklungsstadien der für die Art charakteristischen geschlechtlichen Reifung; und wir vermuten hinter diesen Entwicklungsstadien als einen gemeinsamen Faktor die innere Sekretion der Geschlechtsdrüse. Diese Entwicklungsstadien zu beschreiben und den Anteil, den die innere Sekretion an dieser Entwicklung hat, quantitativ zu ermitteln, ist in letzter Linie die Aufgabe, die wir uns gestellt haben. Der Ausdruck „Pubertätsdrüse" charakterisiert diese Aufgabe, indem die Funktion des innersekretorischen Anteils der

Geschlechtsdrüse in ihm mit jenem sprachlichen Symbol bezeichnet wird, das wir für die Kennzeichnung eines hohen oder des höchsten Grades der Geschlechtlichkeit zu benutzen pflegen. In diesem Sinne enthält der Ausdruck „Pubertätsdrüse" das Programm für die Erforschung der Beziehungen zwischen den Geschlechtsmerkmalen und der innersekretorischen Drüse im Hoden und im Ovarium.

Neben diesen allgemeinen Gesichtspunkten kommen auch noch einige andere in Betracht, die uns veranlassen, den Ausdruck Pubertätsdrüse beizubehalten. Es wäre natürlich auch zulässig und zweckmässig, den innersekretorischen Anteil der Geschlechtsdrüse mit einem Worte zu kennzeichnen, das nicht auf die Funktion dieser Drüse, sondern auf ihre anatomische Lage oder auf ihre histologische Natur Bezug nimmt. Der französische Ausdruck „glande interstitielle", den Bouin und Ancel eingeführt haben und der sich ins Deutsche gut als „Zwischendrüse" übersetzen liesse, wird den histologischen Verhältnissen in der männlichen Geschlechtsdrüse gerecht. Für den innersekretorischen Anteil der weiblichen Geschlechtsdrüse eignet sich aber dieser Ausdruck nicht. Wir haben gesehen, dass Zellen sowohl bindegewebigen als epithelialen Ursprungs sich an der inneren Sekretion des Ovariums beteiligen. Und wenn auch der ganze innersekretorische Apparat des Ovariums augenscheinlich einheitlichen Ursprungs ist, insofern es stets der Follikel ist, von dem sich die einzelnen Teile dieses Apparates herleiten, so bietet er histologisch doch ein überaus vielgestaltiges Bild dar. Jeder Versuch, den innersekretorischen Apparat des Ovariums mit einem einzigen Worte zu kennzeichnen, das der Anatomie oder der Histologie entlehnt ist, muss scheitern oder er muss die Quelle für eine Häufung von Missverständnissen werden. Das ist ja auch in der Tat der Fall gewesen, wie der Streit in der Frage über die „interstitielle Drüse" des Ovariums gezeigt hat. Da nun aber alle histologisch so verschiedenartigen Gebilde des Ovariums, welche die innere Sekretion desselben besorgen, durch die gemeinsame Funktion verbunden sind, so erscheint es zweckmässig, den innersekretorischen Anteil des Ovariums mit einem Ausdruck zu kennzeichnen, der auf die Funktion Bezug nimmt. Bei der Wahl dieser Bezeichnung ist es ferner zweckmässig, einen Ausdruck

zu wählen, der auch für die männliche Geschlechtsdrüse passt. Denn wir sollen, soweit möglich, auch sprachlich hervorheben, dass die innersekretorischen Teile der männlichen und der weiblichen Geschlechtsdrüse der Säugetiere miteinander vergleichbar sind, und diese vergleichende Betrachtung, aus der sich das Problem ihrer geschlechtsspezifischen Wirkung ergibt, ist eines der wichtigsten Kapitel der ganzen Lehre von der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen. Allen diesen Anforderungen wird der Ausdruck Pubertätsdrüse gerecht, und wir können ihn beibehalten; es sei denn, man käme auf einen anderen Ausdruck, der sich besser eignete, die funktionellen Gesichtspunkte hervorzuheben, auf die ich hier aufmerksam gemacht habe.

Ausser Tandler und Gross hat auch Fraenkel[1]) die Bezeichnung Pubertätsdrüse abgelehnt. Dagegen findet Caullery[2]), dass die Bezeichnung Pubertätsdrüse die tatsächlichen Beziehungen sehr gut zum Ausdruck bringt.

E. Die asexuelle Embryonalform und die Vererbungslehre.

Die Annahme einer asexuellen Embryonalform kollidiert mit einer anderen Hypothese, mit der in der modernen Vererbungslehre gearbeitet wird. Es ist die Hypothese von der doppelgeschlechtlichen Veranlagung der Organismen.

Darwin nahm an, dass in jedem Weibchen die männlichen „sekundären" Geschlechtsmerkmale und in jedem Männchen die weiblichen „sekundären" Geschlechtsmerkmale in einem latenten Zustand enthalten seien und dass sie fähig seien, sich unter gewissen Bedingungen zu entwickeln. Eine Reihe von Momenten schien bis in die jüngste Zeit zu dieser Auffassung zu drängen. So wird darauf hingewiesen, dass bei den Säugetieren in jedem eingeschlechtlichen Individuum die Geschlechtsorgane auch des anderen Geschlechts in rudimentärem Zustand vorhanden sind (Abb. 137). Teile des Müller'schen

[1]) Fraenkel, Handbuch d. gesamten Frauenheilkunde. B. III. Leipzig 1914. Vgl. S. 563.

[2]) Caullery, Les problèmes de la sexualité. Paris 1913. Vgl. S. 128: «... *la glande de la puberté*, comme Steinach l'a nommée d'une façon très expressive.»

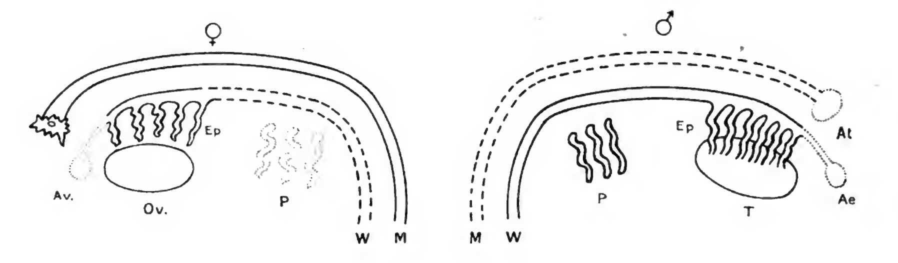


Abb. 137.

Schematische Darstellung des Ursprungs der einzelnen Teile des Geschlechtsapparates. — Bleibende Bildungen; ..... inkonstant vorkommende Rudimente; - - - Anlagen, die sich später zurückbilden. Ov. Ovarium, T Testis, M Müller'scher Gang, W Wolff'scher Gang, Ep Epoophoron bezw. Epididymis, P Paroophoron bezw. Paradidymis, Av. Appendix vesiculosa, Ae Appendix epididymidis, At Appendix testis. Eigene Zeichnung, kombiniert nach Broman und Toldt.

Ganges, der sich beim weiblichen Individuum zum Uterus und Eileiter entwickelt, sind beim männlichen Individuum in Form der Appendix testis und des Utriculus prostaticus erhalten; vom Wolff'schen Gang wiederum, der sich beim männlichen Individuum zum Vas deferens entwickelt, sind beim weiblichen Individuum Reste vorhanden in Form der Appendix vesiculosa und des Längskanals des Epoophoron. Man weist ferner hin auf die zahlreichen Zwitterbildungen, die wir in den verschiedenen Klassen des Tierreiches antreffen, und auf den sogenannten „Umschlag ins andere Geschlecht", der im postembryonalen Leben stattfinden kann, speziell auf die Fälle von Hahnenfedrigkeit bei alten Hennen. Es wird darauf hingewiesen, dass die bei Kreuzungen vorkommende Vererbung weiblicher Geschlechtsmerkmale, welche nur für die väterliche Rasse charakteristisch sind, durch Vermittlung allein des Vaters und ebenso die Vererbung männlicher Merkmale durch Vermittlung allein der Mutter[1]), dass diese Art der Vererbung zur Auffassung dränge, wie sie Darwin vertrat. Darwin hat diese „Latenz" der heterologen Geschlechtsmerkmale nicht weiter zu erläutern versucht. Seine Denkweise ist dynamisch, physiologisch, und er sagt: „Bei jedem Weibchen existieren die sekundären männlichen Charaktere und ebenso bei jedem Männchen alle sekundären weiblichen Charaktere in einem latenten Zustande, bereit, sich unter gewissen Bedingungen zu entwickeln" [2]). Die Auffassung von Darwin

[1]) Als Beispiel diene folgender Fall: Die Hühnerrasse Plymouth-Rocks liefert gute Winterleger, die Cornish Game schlechte. Die weiblichen Bastarde aus einer Kreuzung dieser beiden Rassen folgen stets der väterlichen Rasse, nicht der mütterlichen. Wenn man aus dieser Kreuzung Hennen mit viel Wintereiern gewinnen will, so muss man männliche Plymouth-Rocks und weibliche Cornish Game verwenden, aber nicht umgekehrt. Der Plymouth-Rock-Hahn überträgt die weibliche Eigenschaft, viel Wintereier zu legen, auf die weiblichen Nachkommen. Zit. nach Plate, Vererbungslehre. Leipzig 1913. S. 253 und 289.

[2]) Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Deutsche Uebersetzung von Carus. Stuttgart 1878. B. II, Kap. 13. Vgl. S. 28. Wie selbstverständlich erscheint im Lichte der Hypothese von der asexuellen Embrynalform der folgende Satz von Darwin: „Wir können auf diese Weise verstehen, woher es z. B. möglich ist, dass eine gut melkende Kuh ihre guten Eigenschaften durch ihre männlichen Nachkommen auf spätere Generationen überliefert; denn wir können zuversichtlich annehmen, dass diese Eigenschaften in den Männchen jeder Generation, wenn auch in einem latenten Zustande, vorhanden sind." L. c. S. 30. Ich sage ‚selbstverständlich': weil im

braucht nicht in Widerspruch gebracht zu werden zu dem ganzen Tatsachenkomplex, über den in diesem Buche berichtet wird, und zu dem Standpunkt, den wir in diesem Buche vertreten. Die Auffassung von Darwin steht zur Hypothese von der asexuellen Embryonalform in keinem Widerspruch. Die Denkweise der modernen Vererbungslehre dagegen ist statisch, morphologisch; die moderne Vererbungslehre arbeitet mit der Vorstellung, dass in den männlichen und weiblichen Individuen gleichzeitig männliche und weibliche Erbeinheiten oder Erbfaktoren enthalten seien, welche die Merkmale der beiden Geschlechter repräsentieren; es entstehen eingeschlechtliche Individuen, da die Erbfaktoren des andern Geschlechts rezessiv oder latent seien [1]). Die Annahme einer asexuellen Embryonalform macht es nun aber völlig unnötig, für die männlichen und weiblichen Geschlechtsmerkmale besondere Erbfaktoren, d. h. geschlechtsspezifische oder „sexuelle" Erbfaktoren, zu postulieren — mit Ausnahme natürlich der Erbfaktoren der Pubertätsdrüsen, die wir uns geschlechtsspezifisch denken müssen [2]). Für alle erwähnten Tatsachen findet sich eine viel einfachere Erklärung, wenn wir eine asexuelle Embryonalform annehmen.

Gehen wir die drei erwähnten Beweise für die doppelgeschlechtliche Veranlagung des Somas einzeln durch. Tandler [3]) hat mit Recht darauf hingewiesen, dass die rudimentären Reste des Müller'schen und des Wolff'schen Ganges wohl für die hohe phylogenetische Bedeutung dieser Organe zeugen, nicht aber für eine bisexuelle Anlage des Somas. Der Urnierengang ist nach Oskar Hertwig [4]) als ein Exkretionsgang zu

Sinne meiner Hypothese die für die Rasse oder Art charakteristische, bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise vorhandene Anlage der milchreichen Brustdrüse vererbt wird, die sich unter dem Einfluss des weiblichen inneren Sekrets auch irgend einer anderen Rasse zu der milchreichen Brustdrüse entwickeln muss. Siehe die weiteren Ausführungen dieses Abschnittes.

[1]) Vgl. Plate, Vererbungslehre. Leipzig 1913. Vergl. V. Kapitel, namentlich S. 275.

[2]) Vergl. auch den Abschnitt H dieses Kapitels.

[3]) Tandler und Groß, Die biolog. Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913. S. 80, 81 und 137.

[4]) Oskar Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 7. Aufl., Jena 1902. Vergl. S. 413.

betrachten, der ursprünglich wahrscheinlich eine doppelte Funktion hatte, indem er sowohl zur Ausführung des von den Urnierenkanälchen gelieferten Exkretes diente, als auch die Geschlechtsprodukte beiderlei Geschlechts durch die Vornierentrichter aufnahm und sie nach aussen leitete. Hertwig weist darauf hin, dass man ähnliche Verhältnisse ja häufig bei wirbellosen Tieren beobachtet, z. B. in verschiedenen Abteilungen der Würmer, bei denen die Nephridien, welche die Leibeswand durchbohren, nicht nur Exkrete des Körpers, sondern auch die Geschlechtsprodukte nach aussen leiten. Bei den Wirbeltieren sind dann diese beiden verschiedenen Funktionen auf zwei verschiedene Kanäle verteilt worden, auf den Wolff'schen und auf den Müller'schen Gang. Es ist selbstverständlich, sagt Tandler, „dass der Wolff'sche Gang als Exkretionsgang des ursprünglichen Harnapparates bei beiden Geschlechtern sich anlegt", wenn er auch für das weibliche Individuum später überflüssig geworden ist. Wir könnten dasselbe auch für den Müller'schen Gang gelten lassen, der für das männliche Individuum unnütz wird, nachdem hier der Wolff'sche Gang sich wieder einer Aufgabe zuwendet, die ihm ursprünglich — als dem eigentlichen Urnierengang — neben der Fortleitung der Exkrete zukam, d. h. indem er die Fortleitung der männlichen Geschlechtsprodukte übernimmt. Wir können also sagen: der Wolff'sche und Müller'sche Gang haben ursprünglich wahrscheinlich bei beiden Geschlechtern für die Fortleitung von Exkreten und Geschlechtsprodukten gedient und sie haben sich darum bei den Wirbeltieren, wo ein Geschlechtsdimorphismus vorhanden ist, als Teile der noch nicht geschlechtlich differenzierten oder asexuellen Embryonalform erhalten. Ich stelle darum folgenden Satz auf: Das asexuelle embryonale Soma der Wirbeltiere rekapituliert in letzter Linie eine stammesgeschichtliche Form, bei welcher noch kein sexuell differenziertes Soma vorhanden war, sondern bloss sexuell differenzierte Fortpflanzungszellen. Es liegt kein Anlass vor, die Anlage des Somas bei den Wirbeltieren aus dem Grunde als doppelgeschlechtlich zu bezeichnen, weil man bei

den männlichen Individuen rudimentäre Reste des Müller'schen Ganges, bei den weiblichen Individuen Reste des Wolff'schen Ganges findet. Die Appendix vesiculosa und der Ductus longitudinalis des Epoophoron sind ebensowenig Zeichen einer bisexuellen Anlage des Somas, wie die Ductuli transversi des Epoophoron und des Paroophoron (Abb. 137, S. 410). Die einen wie die anderen sind nur Rudimente der Urniere, eines Apparates, der ursprünglich für die Ausführung von Exkreten und Geschlechtsprodukten beiderlei Geschlechts diente. Das gilt in gleicher Weise für die Appendix epididymidis und die Paradidymis.

Was die Zwitterbildungen betrifft, so ist im Vorhergehenden gezeigt worden, dass sie in dem Sinne gedeutet werden können, dass ein asexuelles embryonales Soma gleichzeitig oder nacheinander der Wirkung der Pubertätsdrüsen beiderlei Geschlechts unterliegt. Der „Umschlag ins andere Geschlecht" stellt für uns nur einen Spezialfall des Hermaphroditismus dar, indem wir ihn zurückführen auf eine Veränderung im dynamischen Verhältnis zwischen den Zellen der zwittrigen Pubertätsdrüse. Die Hahnenfedrigkeit der alten Hennen wieder kann aufgefasst werden als eine Folge der Kastration durch senile Atrophie des Ovariums, wobei die Geschlechtsmerkmale der asexuellen Form, welche durch die weibliche Pubertätsdrüse gehemmt werden, so das männliche Gefieder und die Sporen, zum Vorschein kommen. Die Annahme besonderer Erbfaktoren für jedes Geschlecht, die im Organismus in einem latenten oder rezessiven Zustand verharren können, ist für die Erklärung aller dieser Fälle nicht nötig.

Dasselbe gilt auch für die Vererbung weiblicher Rassenmerkmale durch den Vater, männlicher Rassenmerkmale durch die Mutter. Diese Erscheinungen finden ihre Erklärung, wenn wir annehmen, dass die für die Rasse charakteristische asexuelle Embryonalform vererbt wird. **Indem die asexuelle Embryonalform vererbt wird, werden sowohl die männlichen als die weiblichen Reaktionsmöglichkeiten, welche für diese Rasse charakteristisch sind, übertragen.** Die väterliche Samenzelle überträgt bei einer

Kreuzung die Merkmale der asexuellen Embryonalform der väterlichen Rasse; sie überträgt also sowohl die männlichen als die weiblichen für diese Rasse charakteristischen Reaktionsmöglichkeiten, d. h. sie kann männliche und weibliche Geschlechtsmerkmale dieser Rasse vermitteln. In derselben Weise überträgt die mütterliche Eizelle die Merkmale der asexuellen Embryonalform der mütterlichen Rasse; sie überträgt sowohl die männlichen als die weiblichen für ihre Rasse charakteristischen Reaktionsmöglichkeiten. Erst die zur Differenzierung gelangte Pubertätsdrüse entscheidet darüber, ob das asexuelle Soma weiblich oder männlich reagiert.

Im Einklang mit dieser Auffassung steht es, dass die geschlechtsspezifischen Hormone der Pubertätsdrüsen nicht unbedingt artspezifisch zu wirken brauchen, wie die Injektionsversuche von Bouin, Ancel, Steinach und Pézard, die Transplantationsversuche von Bucura[1]) zeigen. Im Sinne einer für alle Arten gleichgerichteten Wirkung der Pubertätsdrüsen sprechen auch die Tatsachen der Anthropologie. Die sexuellen Differenzen der allgemeinen Körperform zwischen Mann und Weib, die bei der Geburt noch nicht vorhanden sind und sich erst während des extrauterinen Lebens ausbilden, sind bei allen menschlichen Gruppen deutlich ausgesprochen und gleichsinnig[2]). So ist die Körpergrösse des Weibes bei allen Rassen geringer als diejenige des Mannes. Dasselbe gilt für die Armlänge, Handlänge, Beinlänge und Fusslänge. Umgekehrt ist die Beckenbreite relativ zur Rumpflänge oder zur Körperlänge bei allen menschlichen Rassen beim Weibe grösser als beim Manne. Diese gleichsinnigen sexuellen Differenzen, von denen viele mit dem Fortpflanzungsgeschäft nichts zu tun haben, erklären sich am einfachsten daraus, dass die Pubertätsdrüsen wohl geschlechtsspezifisch, aber in vieler Beziehung bei allen Arten gleich, d. h. nicht artspezifisch wirken. Selbstverständlich soll damit nicht gesagt sein, dass überhaupt keine Unterschiede in der innersekretorischen Wirkung der Pubertätsdrüse der verschiedenen Arten vorhanden sind. Solche Unterschiede sind zweifellos vorhanden, und wir werden später auf Bei-

---

[1]) Vgl. S. 103, 111, 314 ff. dieses Buches.

[2]) Martin, Lehrbuch der Anthropologie. Jena 1914. S. 331.

spiele hinweisen, welche dafür sprechen, dass die Pubertätsdrüse auch artspezifisch wirken könnte[1]). Aber auf der anderen Seite muss mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass die Pubertätsdrüse, die geschlechtsspezifisch wirkt, nicht unbedingt auch artspezifisch wirkt. Diese auch für die Stammesentwicklung wichtigen Probleme sollten jetzt experimentell weiter bearbeitet werden.

Ich glaube nach alledem, dass wir eine doppelte Anzahl von Erbfaktoren für die Geschlechtsmerkmale in den geschlechtlich differenzierten Individuen nicht anzunehmen brauchen. Die Möglichkeit einer Vererbung der weiblichen Geschlechtsmerkmale einer Rasse durch den Vater, der männlichen Geschlechtsmerkmale durch die Mutter, ist schon gegeben, wenn eine asexuelle Embryonalform vorhanden ist, die je nach dem Geschlecht der in vieler Beziehung nicht artspezifisch wirkenden Pubertätsdrüse sich in männlicher oder weiblicher Richtung differenzieren kann.

So wird die Zahl der „Erbeinheiten“ um das zweifache reduziert, wenn wir die Annahme einer asexuellen Embryonalform gelten lassen — und dass diese Hypothese berechtigt ist, geht zur Genüge aus den früheren Kapiteln hervor. Sicherlich wird die Zahl der „Erbeinheiten“ umso geringer werden, je tiefer unser Einblick in die gegenseitigen Beziehungen der Zellen und Organe während der embryonalen Entwicklung des Individuums werden wird. Es deckt sich diese Auffassung mit den Gesichtspunkten, die Johannsen in anderen Zusammenhängen in der Vererbungswissenschaft betont hat[2]).

Eine gute Hälfte der „Erbeinheiten“, deren Anzahl die moderne Vererbungslehre mit so viel Hartnäckigkeit zu vermehren sucht, kann durch die entwicklungsphysiologische Analyse ausgelöscht werden. Möge diese Erkenntnis dazu beitragen, dass man sich dessen erinnere, dass die „Erbeinheiten“ nur Symbole sind, und dass ihre Preisgabe nicht eine solche von Tatsachen, sondern die Preisgabe eines Bildes ist.

[1]) Vgl. S. 432 ff. Vgl. auch S. 62 und 63.

[2]) Johannsen, Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre. In „Allgemeine Biologie“, Kultur der Gegenwart. Leipzig 1915.

F. Das System der Geschlechtsmerkmale.

Wir haben gesehen, in wie ausserordentlichem Masse durch die Annahme einer asexuellen Embryonalform, die erst durch die Pubertätsdrüse feminiert oder maskuliert wird, unsere Vorstellungen über die Ontogenese der Geschlechtsmerkmale verändert werden. Wir haben uns aber auch überzeugen können, dass die grosse Mannigfaltigkeit in der Manifestation von Geschlechtsmerkmalen sich im Lichte dieser Hypothese in einheitlicher Weise auffassen lässt. Wir wollen nunmehr versuchen, ein System der Geschlechtsmerkmale aufzustellen, das nach den Beziehungen dieser zu den Pubertätsdrüsen orientiert wäre[1]). Pézard[2]) hat die Grundzüge dieses Systems erkannt und schon früher für die Hühnervögel angewendet.

Im Sinne der vorhergehenden Ausführungen können wir zwei Gruppen von Geschlechtsmerkmalen unterscheiden:

1. von den Pubertätsdrüsen unabhängige Geschlechtsmerkmale,
2. von den Pubertätsdrüsen abhängige Geschlechtsmerkmale.

Ad 1 ist nur zu wiederholen, dass die von den Pubertätsdrüsen unabhängigen Geschlechtsmerkmale nichts anderes sind als zur Entwicklung gelangte Merkmale der asexuellen Embryonalform, die aber zu Geschlechtsmerkmalen oder zu Geschlechtsunterschieden werden, weil sie bei dem anderen Geschlecht eine Abänderung erfahren haben.

Eingehender müssen wir uns mit den Geschlechtsmerkmalen beschäftigen, die von den Pubertätsdrüsen abhängig sind.

In letzter Linie ist alle Beeinflussung, die ein Organ von seiten eines anderen erfährt, quantitativer Natur: die Intensität des Zellstoffwechsels oder einzelner Glieder desselben wird verschoben, die Wachstumsintensität der Zellen wird vermehrt oder verringert. Wir müssen von vornherein annehmen, dass die Abänderungen, welche die Merkmale der asexuellen Embryonalform unter dem Einfluss

[1]) Lipschütz, Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüse. Arch. f. Entw.-Mech., B. 44., 1918.

[2]) Pézard, Transformation expériment. des caractères sex. sec. chez les Gallinacées. C. r. Acad. Sc. t. 160, 1915, p. 260. — Vgl. auch S. 60 dieses Buches.

der Pubertätsdrüsen erfahren, in zweierlei Richtungen vor sich gehen können: es kann eine Förderung der Wachstumsintensität, und es kann eine Hemmung derselben stattfinden. Schon vor Jahren hat Herbst darauf hingewiesen, dass die Geschlechtsdrüsen wohl auch hemmend in die Entwicklung des Somas eingreifen; Steinachs Feminierungversuche haben uns zum ersten Mal die hemmende Wirkung der Pubertätsdrüse auf das Soma experimentell vor Augen geführt, und die Versuche von Pézard und Goodale haben uns mit weiteren Beispielen einer solchen Wirkung bekannt gemacht.

Auf Grund der Darstellung, die wir im II., III. und VI. Kapitel gegeben haben, lässt sich folgendes Schema (siehe S. 419) für die Beziehungen zwischen den Pubertätsdrüsen und den Geschlechtsmerkmalen entwerfen. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass, wo äusserlich, „phänotypisch" — um einen Ausdruck der Vererbungslehre zu gebrauchen — Hemmung oder Förderung vorhanden ist, in Wahrheit sehr komplizierte Beziehungen vorliegen können und sicherlich auch vorliegen. Da wir aber einstweilen diesen ganzen Komplex von Beziehungen nicht kennen, eine Orientierung für uns jedoch notwendig ist, so bleibt nichts anderes übrig, als sich auf eine Betrachtung der äusserlich sichtbaren Erscheinungen zu beschränken. Aber auch wenn wir von den komplizierten inneren Beziehungen absehen, stossen wir auf Schwierigkeiten, wenn wir präzisieren wollen, ob eine äusserlich sichtbare Erscheinung von den Geschlechtsdrüsen gehemmt, gefördert oder unbeeinflusst gelassen wird. Denn das Skelett, der Fettansatz, der Haarwuchs usw. sind kein einheitliches Ganzes, und jeder einzelne Teil derselben kann, wie die Beobachtung lehrt, seine besonderen Beziehungen zu den Geschlechtsdrüsen haben. Es ist darum bei vielen Organsystemen in Wahrheit nicht möglich, in einheitlicher Weise von einer Förderung, einer Hemmung oder einem Unbeeinflusst-Bleiben zu sprechen. So kommt dem folgenden Schema natürlich nur ein ganz bedingter Wert zu, und dieser Wert ist allein nach dem Nutzen einzuschätzen, welcher sich aus dem Schema für die Diskussion und für die Orientierung über die Beziehungen der Geschlechtsmerkmale zu den Pubertätsdrüsen ergeben kann.

Beziehungen der Geschlechtsmerkmale zu den Pubertätsdrüsen.

+ Förderung, — Hemmung, ± Förderung bezw. Hemmung je nach dem Teil des betreffenden Organsystems, 0 kein Einfluss.

Geschlechtsmerkmale	Eierstock	Hoden
1. Säugetiere.		
Körpergewicht	—	+
Skelett[1]	± (?)	± (?)
Kehlkopf	— oder 0	+
Haarwuchs	—	+
Fettansatz	±	±
Körpertemperatur	+	— oder 0
Brustdrüse	+	— oder 0
Schwellkörper des Geschlechtshöckers	—	+
Müller'scher Gang (Uterus und Tube)	+	—
Wolff'scher Gang (Vas deferens)	—	+
2. Hühner.		
Federkleid[2]	—	0
Sporen	—	0
Kamm- und Bartlappen[3]	0 oder + (?)	+
Kehlkopf	—	+
Fettansatz	—	—

[1]) Die Beobachtungen weisen darauf hin, dass manche Knochen des Skeletts, so die Knochen des Rumpfes, durch den Hoden im Wachstum gefördert, durch den Eierstock gehemmt werden, während die Röhrenknochen sowohl durch die männliche als durch die weibliche Geschlechtsdrüse in ihrem Wachstum gehemmt werden. Es ist, wie gesagt, in Wahrheit nicht möglich, in einheitlicher Weise von einer hemmenden oder fördernden Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf das Skelett zu sprechen.

[2]) Wie Herr Goodale mich brieflich aufmerksam gemacht hat, ist es sogar beim Federkleid nicht gut möglich, von einer einheitlichen hemmenden Wirkung des Ovariums zu sprechen, weil manche Rückenfedern bei der Henne eine stärkere Ausbildung aufweisen als beim Hahn.

[3]) Auf Grund der Versuche von Pézard und Goodale kann noch nicht entschieden werden, ob das Ovarium die Kopfanhänge unbeeinflusst lässt, oder ob es sie im Wachstum fördert, wenn auch in viel geringerem Masse, als es der Hoden vermag.

Wir ersehen aus unserer Zusammenstellung, dass bei den Säugetieren in vielen Fällen die männliche Pubertätsdrüse das Wachstum fördert, wo die weibliche hemmt, und dass die weibliche Pubertätsdrüse fördert, wo die männliche hemmt. Man kann also von einem Antagonismus der Pubertäsdrüsen[1]) sprechen. Dieser Antagonismus tritt, wie wir im VI. Kapitel ausführlich beschrieben haben, besonders augenfällig hervor im Verhalten des Körpergewichts, im Verhalten der Schwellkörper der Clitoris und des Penis und im Verhalten der Müller'schen und Wolff'schen Gänge. Man kann diese Beziehungen mit Steinach auch so ausdrücken, dass man sagt: die Pubertätsdrüse fördert die Entwicklung der homologen und sie hemmt die Entwicklung der heterologen Geschlechtsmerkmale. Aber dieser Satz von Steinach ist keine allgemeine Regel, wie schon aus dem Schema auf Seite 419 zu ersehen ist. Geschlechtsunterschiede können eben aus den verschiedensten physiologischen Situationen hervorgehen. Das Wachstum der Röhrenknochen z. B. wird von der männlichen wie von der weiblichen Pubertätsdrüse gehemmt, und die geschlechtsspezifische Wirkung derselben auf das Wachstum der Röhrenknochen resultiert wahrscheinlich daraus, dass die weibliche Pubertätsdrüse stärker hemmt oder früher mit der hemmenden Wirkung einsetzt als die männliche. Wir kommen auf diese Frage im nächsten Abschnitt dieses Kapitels zurück.

Auch bei den Hühnervögeln können fördernde und hemmende Wirkungen der Pubertätsdrüsen auseinander gehalten werden. Die Abänderung, die das Wachstum der Sporen unter dem Einfluss der weiblichen Pubertätsdrüse erfährt, ist ohne weiteres als eine Hemmungswirkung zu erkennen. Aber auch die Abänderung, die das Federkleid unter dem Einfluss der weiblichen Pubertätsdrüse erfährt, muss zum Teil sicher als eine Hemmungswirkung aufgefasst werden. Auch ein Antagonismus der Pubertätsdrüsen ist augenscheinlich bei den Hühnervögeln vorhanden; das Verhalten des Kehlkopfs scheint darauf hinzuweisen.

Wenn auch, wie gesagt, wohl kein einziges Geschlechtsmerkmal

[1]) Steinach, Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung. Arch. f. Entw.-Mech. B. 42. 1916. Vgl. Kap. II.

so entsteht, dass ein Merkmal der asexuellen Embryonalform als ein Ganzes in einheitlicher Weise in seinem Wachstum gefördert oder gehemmt wird, so ist auf Grund unserer Betrachtungen doch sehr wahrscheinlich, dass sowohl bei den Säugetieren, als bei den Hühnervögeln der sexuell differenzierte Habitus resultiert aus einem Zusammenspiel geförderten, gehemmten und unbeeinflussten Wachstums der verschiedenen Merkmale der asexuellen Embryonalform. Es erscheint nach alledem zweckmässig, folgendes System der Geschlechtsmerkmale für die Wirbeltiere aufzustellen, das nach den Beziehungen der letzteren zu den Pubertätsdrüsen orientiert ist (siehe S. 422).

Man könnte allerdings den Einwand erheben, dass dieses Schema, das sich aus einer zusammenfassenden kritischen Betrachtung der Kastrationsversuche, der Feminierungs- und Maskulierungsversuche ergibt, nur jene Geschlechtsmerkmale umfasst, die auf quantitativen Verschiedenheiten beruhen. Es könnte auf den ersten Blick scheinen, dass in diesem Schema auch kein Platz sei für die psycho-sexuellen Geschlechtsmerkmale, deren Abhängigkeit von den Pubertätsdrüsen mit Sicherheit erwiesen ist. Es ist richtig, dass dem obigen Schema allein quantitative Gesichtspunkte zugrundeliegen. Aber eine Gegenüberstellung von quantitativen und qualitativen Unterschieden zwischen den Geschlechtern ist nicht berechtigt. Alle qualitativen Differenzen, die uns in der anorganischen und organischen Natur entgegentreten, sind in letzter Linie quantitativer Natur. Nur weil wir in der Analyse der Erscheinungen, namentlich auf dem Gebiete der Biologie, nicht weit genug dringen können, erscheinen uns manche Geschlechtsmerkmale als qualitativ verschieden, so namentlich das verschiedene psycho-sexuelle Verhalten der beiden Geschlechter. So kommt es, dass diese Geschlechtsmerkmale einstweilen von unserem Schema nicht umfasst werden können.

Vielleicht ist auch das Geschlecht der Fortpflanzungszellen das Ergebnis einer feminierenden und maskulierenden Wirkung der Pubertätsdrüsenzellen. Wir haben oben schon der Beziehungen gedacht[1]), die zwischen den Pubertätsdrüsenzellen und den Fortpflan-

[1]) Vgl. Kap. IV A, 6. S. 162.

Genetisches System der Geschlechtsmerkmale.

	Beispiele:	
	Säugetiere	Vögel
1. Von der Pubertätsdrüse unabhängige Geschlechtsmerkmale = zur Entwicklung gelangte Merkmale des asexuellen embryonalen Soma.	Körpertemperatur des Männchens (?) Brustdrüse des Männchens (?)	Federkleid des Hahnes. Sporen des Hahnes. Kopfanhänge der Henne (?)
2. Von der Pubertätsdrüse abhängige Geschlechtsmerkmale:		
a) durch fördernde Wirkungen der Pubertätsdrüse entstanden;	Penis. Prostata. Samenblasen. Intensiveres Körperwachstum des Männchens. Uterus. Zitzen. Mammae. Körpertemperatur des Weibchens.	Kamm- und Bartlappen des Hahnes. Kehlkopf des Hahnes.
b) durch hemmende Wirkungen der Pubertätsdrüse entstanden.	Clitoris (?) Schwächeres Körperwachstum des Weibchens. Reduktion des Müller'schen Gangs b. Männchen. Reduktion des Wolff'schen Gangs b. Weibchen.	Federkleid der Henne. Sporenmangel der Henne.

zungszellen bestehen. Die männlichen Pubertätsdrüsenzellen sind während der embryonalen Entwicklung schon zu einer Zeit vorhanden, wo die geschlechtliche Differenzierung der Fortpflanzungszellen noch nicht begonnen hat. Die Fortpflanzungszellen erreichen ihren Reifezustand ziemlich gleichzeitig mit den anderen morpho-

logischen und funktionellen Geschlechtsmerkmalen, zur Zeit der Pubertät. Bouin und Ancel halten es darum für möglich, dass die Pubertätsdrüse eine geschlechtsspezifische Wirkung auch auf die Fortpflanzungszellen ausübt[1]). Tandler und Gross[2]) haben ihre Beobachtungen über das Verhalten der Pubertätsdrüsenzellen und der Fortpflanzungszellen im Hoden mit „Saisondimorphismus" in dem Sinne gedeutet, dass die Entwicklung der Fortpflanzungszellen von den Pubertätsdrüsenzellen abhängig ist. Ferner hat Herrmann[3]) gefunden, dass die Eifollikel jugendlicher Kaninchen unter dem Einfluss von Extrakten aus dem Corpus luteum schneller reifen. Und schliesslich sei des Befundes von Keller und Tandler[4]) gedacht, den wir im IX. Kapitel ausführlich besprochen haben, dass der hemmende Einfluss der männlichen Pubertätsdrüse sich auf den generativen Anteil des Ovariums in gleicher Weise wie auf die anderen Geschlechtsmerkmale bezieht. So sind jedenfalls Hinweise vorhanden, die es als denkbar erscheinen lassen, dass auch die Fortpflanzungszellen ein von den Pubertätsdrüsenzellen abhängiges Geschlechtsmerkmal darstellen. Mit Rücksicht auf diese Beziehungen erschien es mir zweckmässig, das Substrat, das der Wirkung der Pubertätsdrüse unterliegt, nicht als „asexuelles embryonales Soma" zu bezeichnen, sondern als „asexuelle Embryonalform". Mit dieser Bezeichnung lasse ich die Tür offen für die Einbeziehung auch der Fortpflanzungszellen in die Zahl der Geschlechtsmerkmale, die von der Pubertätsdrüse abhängig sind.

Halten wir uns alle diese Beziehungen zwischen den Geschlechtsmerkmalen und den Geschlechtsdrüsen vor, so müssen wir zur Ueberzeugung gelangen, dass die Einteilung in primäre und sekundäre, oder genetisch abhängige, Geschlechtsmerkmale

---

[1]) Ancel et Bouin, De la glande interstitielle du testicule des mammifères. Journ. de Physiol. et Pathol. Génér. t. VI, 1904. Vgl. S. 1041.

[2]) Tandler und Groß, Ueber den Saisondimorphismus des Maulwurfshodens. Arch. f. Entwicklungsmechanik, B. 33, 1912.

[3]) Herrmann, Ueber eine wirksame Substanz im Eierstocke und in der Plazenta. Monatsschrift f. Geb. u. Gynäkol., B. 41, 1915. Vgl. S. 36 und 44.

[4]) Keller und Tandler, Ueber das Verhalten der Eihäute bei der Zwillingsträchtigkeit des Rindes. Wiener tierärztl. Monatsschrift, III, 1916. Vgl. die Anmerkung auf S. 513/514.

endgiltig fallen gelassen werden muss. Erst eine sehr eingehende Analyse eines jeden einzelnen Geschlechtsmerkmals kann darüber Aufschluss geben, ob dieses Merkmal wirklich in dem Sinne „sekundär“ ist, dass die Pubertätsdrüse einen gestaltenden Einfluss auf dasselbe ausgeübt hat, wie namentlich das Beispiel des Federkleides bei den Vögeln zeigt. Auch ist die Geschlechtsdrüse für uns kein einheitlicher Begriff mehr. Bei den Säugetieren müssen wir die Pubertätsdrüsenzellen von den Fortpflanzungszellen unterscheiden. Was soll nun als „primäres“ Geschlechtsmerkmal bezeichnet werden: die Pubertätsdrüse oder die Keimdrüse? Die Fortpflanzungszellen aus der Zahl der anderen Geschlechtsmerkmale als „primäre“ Merkmale hervorzuheben, verbietet sich ganz entschieden, weil das zur falschen Vorstellung führen kann, als ob die anderen Geschlechtsmerkmale in ihrer Gestaltung von den Fortpflanzungszellen abhängig wären. Ausserdem ist es ja auch nicht ausgeschlossen, wie wir oben gesehen haben, dass auch die Fortpflanzungszellen ein von den Pubertätsdrüsenzellen abhängiges Geschlechtsmerkmal sind.

Aber auf der anderen Seite müssen wir gestehen, dass auch das genetische System, wie ich es hier zu motivieren versucht habe, für die Gruppierung der Geschlechtsmerkmale und für die gegenseitige Verständigung einstweilen nicht ausreicht. Unsere Kenntnisse über die genetischen Beziehungen der einzelnen Geschlechtsmerkmale zu den Pubertätsdrüsen sind noch nicht weit genug fortgeschritten und wir haben noch nicht die Möglichkeit, jedes einzelne Geschlechtsmerkmal in die ihm zugehörige Rubrik des genetischen Systems einzuordnen. Das genetische System wird noch für lange Zeit mehr Programm bleiben als praktisches Einteilungsprinzip. Wir müssen uns darum nach einem System umsehen, das uns dieselben praktischen Dienste zu leisten vermöchte wie die alte Einteilung in primäre und sekundäre Geschlechtsmerkmale, ohne jedoch in Widerspruch mit den neuen Tatsachen zu stehen.

In den letzten Jahren fand das System von Poll[1]) vielen Anklang. Das Schema von Poll lautet:

[1]) Poll, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin, 1909. Vgl. S. 347.

Differentiae sexuales:

1. essentiales s. germinales
2. accidentales
   a) genitales subsidiariae
      internae
      externae
   b) extragenitales
      internae
      externae

Gegen ein System der Geschlechtsmerkmale, das auf die funktionelle Eigenart der einzelnen Geschlechtsmerkmale Rücksicht nimmt, ist im Prinzip nichts einzuwenden. Doch das System von Poll hat manche Nachteile. Vor allem können die Bezeichnungen „essentiales" und „accidentales" zu Missverständnissen Veranlassung geben. Es wird mit ihnen die Aussage gemacht, dass die Geschlechtsdrüsen als die „wesentlichen" Geschlechtsmerkmale von „überragender Wichtigkeit" (Poll) sind. Von überragender Wichtigkeit wofür? Für die Fortpflanzung, für die Vererbung oder für die Gestaltung der „accidentellen" Geschlechtsmerkmale? Am ehesten läuft man bei der Benutzung des Poll'schen Systems Gefahr, mit den „essentiellen" Geschlechtsmerkmalen die für die Gestaltung der „accidentellen" Geschlechtsmerkmale richtunggebenden, mit den „accidentellen" die genetisch abhängigen Geschlechtsmerkmale zu assoziieren. Es kommt hier also alles wieder auf dasselbe hinaus wie bei der Einteilung in primäre und sekundäre Geschlechtsmerkmale. Ferner kann der Begriff „extragenitales" bedeuten: 1. Geschlechtsmerkmale, die funktionell nicht zum genitalen subsidiären Apparat gehören, und 2. Geschlechtsmerkmale, die zwar topographisch extragenital vom Genitalapparat gesondert sind, aber funktionell doch zu den „genitales subsidiariae" gerechnet werden müssen, wie das Federkleid, der Kehlkopf, die Daumenschwielen des Frosches usw.

Als Grundlage für die Gruppierung der Geschlechtsmerkmale würde ich vorschlagen, von folgendem Schema auszugehen. Die Geschlechtsmerkmale können sich an folgenden Teilen äussern:

1. Pubertätsdrüsenzellen.
2. Fortplanzungszellen.
3. Soma.
   a) Kopulationsapparat.
   b) Sexuelle Hilfsapparate.
   c) Verschiedene Organe.

Als „asexuelle Hilfsapparate“ seien alle Einrichtungen des Somas zusammengefasst, die, wenn sie auch nicht zum Kopulationsapparat gehören, für die geschlechtliche Funktion von Bedeutung sein können: das Gefieder und der Kehlkopf der Vögel, Drüsenbildungen bei verschiedenen Arten, Greiforgane wie die Brunstschwielen des Frosches usw. Der Uebergang zwischen *a* und *b*, ebenso zwischen *b* und *c* ist natürlich nicht scharf. Ausserdem sind noch Geschlechtsunterschiede vorhanden, die morphologisch nicht fassbar sind, wie z. B. der Unterschied in der Körpertemperatur, in der Intensität des Gesamtstoffwechsels usw. Ferner die grosse Anzahl von Geschlechtsunterschieden, die mit den nervösen und psychischen Reaktionen gegeben sind. Die erste Gruppe können wir als funktionelle, die zweite als neuro-psychische Geschlechtsmerkmale bezeichnen. Es ergibt sich somit für den praktischen Gebrauch folgendes System der Geschlechtsmerkmale:

Praktisches System der Geschlechtsmerkmale.

1. Pubertätsdrüsenzellen.
2. Fortpflanzungszellen.
3. Somatische Geschlechtsmerkmale.
   a) Merkmale des Kopulationsapparates.
   b) Merkmale der sexuellen Hilfsapparate.
   c) Merkmale der übrigen Organe.
4. Funktionelle Geschlechtsmerkmale.
5. Neuro-psychische Geschlechtsmerkmale.

Dieses Schema kollidiert in keiner Weise mit jenem System der Geschlechtsmerkmale, das nach der Abhängigkeit der Geschlechtsmerkmale von der Pubertätsdrüse orientiert ist, und es soll nur zum Zwecke einer besseren gegenseitigen Verständigung dienen.

Auch die Wörter „Geschlechtsdrüse" und „Keimdrüse" sollten jetzt, jedenfalls für die Säugetiere, im Sinne der neuen Erkenntnisse genauer umschrieben werden. Ich würde vorschlagen, als Keimdrüse nur den generativen Anteil des Ovariums oder des Hodens zu bezeichnen. „Keimdrüse" und „Pubertätsdrüse" bilden zusammen die „Geschlechtsdrüse".

G. Nicht-geschlechtsspezifische Wirkungen der Pubertätsdrüsen.

Wir haben oben gesehen (vgl. Kapitel VI, A), dass Hoden und Eierstock beim Frosch auch gleiche Wirkungen ausüben können: wie die Injektion von Hodensubstanz, so regt auch die Injektion von Ovarialsubstanz bis zu einem gewissen Grade die Entwicklung der Daumenschwielen an und macht den Umklammerungsreflex wieder auslösbar. Es ist übrigens von vornherein denkbar, dass im Sekret der Pubertätsdrüsen auch Stoffe vorhanden sein werden, die bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise wirken. Denn die Differenzierung der Pubertätsdrüsen in männlicher und weiblicher Richtung schliesst ja nicht aus, dass im Stoffwechsel der Pubertätsdrüsen auch Stoffwechselprodukte gebildet werden, die bei beiden Geschlechtern gleich sind. In demselben Sinne sprechen auch die Tatsachen, dass die Pubertätsdrüsen in die Prozesse der Formbildung nicht nur in geschlechtsspezifischer, sondern auch in nicht-geschlechtsspezifischer Weise eingreifen. Es handelt sich um Beobachtungen, welche verschiedene Autoren an der Hypophyse gemacht haben [1]).

Fichera hat festgestellt, dass die Hypophyse infolge der Kastration an Umfang und Gewicht zunimmt. Histologisch fand er in der Hypophyse von kastrierten Hähnen, Stieren, Büffeln, Meerschweinchen und Kaninchen eine Vermehrung und Vergrösserung der eosinophilen Zellen. Diese Befunde sind von anderen Autoren, wenn auch nicht von allen Untersuchern, bestätigt worden. Zacherl [2]) hat im Laboratorium von Biedl nachgewiesen, dass bei der Ratte die

[1]) Vgl. namentlich Schönberg und Sakaguchi, Der Einfluss der Kastration auf die Hypophyse des Rindes. Frankf. Ztschr. f. Pathologie, B. XX, 1917.
[2]) Vgl. Biedl, Innere Sekretion, 2. Aufl. B. II. S. 108.

Kastration eine Volumzunahme der Hypophyse zur Folge hat und zwar, was in unserem Zusammenhang besonders wichtig, sowohl bei männlichen als bei weiblichen Tieren. Die histologischen Veränderungen in der Hypophyse der kastrierten Ratte bestehen nach Zacherl in einer Verminderung der eosinophilen Zellen, was den Befunden von Fichera widerspricht, und in dem Auftreten von eigenartigen grossen blasigen Zellen, die leicht von den anderen Zellen der Hypophyse unterschieden werden können. Ihr Kern ist zentral gelegen, das Protoplasma feinkörnig und mit feinsten Vakuolen erfüllt. Die Zellen liegen zum Teil einzeln, zum Teil in Gruppen beisammen. Dieselben histologischen Veränderungen wie Zacherl fand auch Schleidt[1]) im Laboratorium von Steinach in der Hypophyse von Rattenkastraten. Bei älteren Früh-Kastraten sind nach Schleidt die blasigen Zellen von zahlreichen kleineren oder einer einzigen grossen Vakuole erfüllt. Es kommen Bilder zustande, welche an die Siegelringform der Fettzellen erinnern. Da diese Zellen in grosser Zahl vorhanden sind, so bekommt der Schnitt durch die Hypophyse von Kastraten ein ganz charakteristisches helles Aussehen. Schleidt hat nun aber auch festgestellt, dass die Hypophyse bei feminierten und maskulierten Tieren ein normales Aussehen hat. Es ist, meiner Meinung nach, daraus der Schluss zu ziehen, dass auch die andersgeschlechtliche Pubertätsdrüse imstande ist, die Hypophyse in eine normale Entwicklungsbahn zu lenken. Wir haben hier eine nichtgeschlechtsspezifische Wirkung der Pubertätsdrüsen vor uns. Von Interesse ist noch, dass Schleidt bei Transplantationstieren ein Jahr oder mehr nach der Transplantation an der Peripherie der Hypophyse die für die Kastraten-Hypophyse charakteristischen blasigen Zellen fand. Sie waren hier nur spärlich vorhanden, nicht wie bei richtigen Kastraten über die ganze Hypophyse zerstreut. Es handelte sich um Tiere, bei denen eine der implantierten Geschlechtsdrüsen vollständig resorbiert war. „Es scheint hier die Quantität der Pubertätsdrüsensubstanz eine Rolle zu spielen", sagt

[1]) Schleidt, Ueber die Hypophyse bei feminierten Männchen und maskulierten Weibchen. Anzeiger der Akad. d. Wissensch. in Wien, 1914, Nr. 3.

Schleidt. Bei der nicht-geschlechtsspezifischen Wirkung der Pubertätsdrüse scheint somit der Grad der Entwicklung des von ihr abhängigen Organs ebenfalls von der Menge der Pubertätsdrüsenzellen bestimmt zu werden.

Die grosse theoretische Bedeutung dieser Beziehungen sollte Veranlassung sein, der Frage durch weitere Untersuchungen nachzugehen. Es knüpfen an diese Befunde noch andere bedeutungsvolle Fragen an, mit denen wir uns beschäftigen müssen.

Im Gegensatz zum Hengst stülpt der Wallach beim Urinieren den Penis aus der Vorhaut nicht vor. Owen hat nun darauf aufmerksam gemacht, dass die Retraktoren des Penis beim Wallach sich in sklerotisch-elastisches Gewebe umwandeln. Retterer[1]), der die Frage histologisch verfolgt hat, fasst diese bindegewebige Umwandlung eines muskulösen Organs beim Wallach als die Folge einer Inaktivitäts-Atrophie auf, und man wird dieser Auffassung zustimmen müssen. Es fragt sich nun, ob nicht auch manche andere Folgen der Kastration auf einer Inaktivitäts-Atrophie beruhen könnten. Wir haben oben erwähnt, dass Tandler und Gross beim menschlichen Kastraten eine sehr weitgehende Reduktion der Corpora cavernosa penis, nicht aber des Corpus cavernosum urethrae feststellen konnten (vgl. S. 7 und Abb. 1 u. 2). Auf den ersten Blick scheinen hier ganz spezielle Beziehungen der Pubertätsdrüse zu den corpora cavernosa penis vorzuliegen. Aber es ist auch noch eine andere Erklärung für das verschiedene Verhalten der cavernösen Gebilde des Penis beim Kastraten möglich. Es wäre denkbar, dass die Corpora cavernosa penis beim Kastraten einer Inaktivitätsatrophie verfallen, weil der Kastrat den Geschlechtstrieb einbüsst und auf diese Weise die Impulse ausbleiben, die normalerweise zur Injektion und Ausdehnung der Corpora cavernosa penis führen. Für das Corpus cavernosum urethrae aber, das bei der Erektion in viel geringerem Masse gedehnt wird, bedeutet der Ausfall der sexuellen Reflexe viel weniger, und es macht sich darum eine Inaktivitätsatrophie an diesem cavernösen Gebilde nicht bemerkbar. Ich will

[1]) Retterer, Influence de la castration sur la structure des cordons rétracteurs du pénis. C. r. Soc. Biol. 1915., p. 192.

natürlich nicht behaupten, dass diese Erklärung unbedingt richtig ist. Es soll mit der Diskussion der hier vorliegenden Erklärungsmöglichkeiten nur darauf hingewiesen werden, dass nicht eine jede erkennbare Beziehung zwischen den Organen und der Pubertätsdrüse als der Ausfluss einer spezifischen Beeinflussung dieses Organs durch die Pubertätsdrüse aufgefasst werden darf. Die charakteristischen Veränderungen, welche manche Organe unter dem Einfluss der Kastration oder der gekreuzten Transplantation erfahren, können bis zu einem gewissen Grade augenscheinlich auch das Ergebnis von Veränderungen sein, denen andere Organe unter dem Einfluss des Eingriffes unterliegen. Diese letzteren Veränderungen mögen auf eine geschlechtsspezifische Beziehung der betreffenden Organe zur Pubertätsdrüse hinweisen; die ersteren jedoch können eine Inaktivitäts-Atrophie sein, die eintritt, weil andere Organe in geschlechtsspezifischen Beziehungen zur Pubertätsdrüse stehen; die Atrophie eines Organs braucht also an und für sich nicht auf eine geschlechtsspezifische Beziehung dieses Organes zur Pubertätsdrüse zurückgeführt zu werden. Es ist kaum nötig, besonders hervorzuheben, wie bedeutungsvoll diese Fragen in theoretischer Beziehung sind.

Wenden wir uns nun einer andern Frage zu, die in das Kapitel der nicht-geschlechtsspezifischen Wirkungen der Pubertätsdrüse hineingehört. Wir haben gesehen, dass die Röhrenknochen sowohl beim männlichen, als beim weiblichen Kastraten eine grössere Länge erreichen als beim normalen Menschen. Das gilt auch für die Säugetiere. Verschiedene Autoren haben gefunden, dass bei Kastraten beiderlei Geschlechts die Epiphysenfugen der Extremitätenknochen länger bestehen bleiben als beim Normalen. Tandler[1]) fasst diese Erscheinung als „eine über den Normaltermin hinausgeschobene Unreife des Skeletts" auf. Aus diesem länger andauernden jugendlichen Zustand des Skeletts resultiert bei Kastraten die charakteristische Disproportion zwischen Rumpfgrösse und Extremitätenlänge, die wir sowohl bei männlichen als bei weiblichen Kastraten und Eunuchoiden antreffen. Aus diesen Befunden geht hervor, dass die männliche und weibliche Pubertätsdrüse in derselben Richtung auf das Wachstum

[1]) Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen usw. Vg. S. 58.

der Röhrenknochen wirken: sie greifen in das Wachstum der Extremitätenknochen ein, indem sie zu einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung dem Längenwachstum derselben ein Ziel setzen. Man wird diese Wirkung der Pubertätsdrüsen zunächst ebenso bewerten wollen wie die Wirkung der Pubertätsdrüsen auf die Hypophyse: als eine nicht-geschlechtsspezifische Wirkung. Aber bei näherem Zusehen erweist es sich, dass diese Auffassung nicht zutreffen kann. Denn im Gegensatz zur Hypophyse, die keine geschlechtlichen Divergenzen aufweist[1]), ist die Extremitätenlänge ein ausgesprochenes Geschlechtsmerkmal. Die absolute sexuelle Differenz z. B. des Femurs beträgt in der Schweiz etwa 4,5 cm, in Bayern sogar über 6 cm. Im Verhältnis zum männlichen Femur beträgt die Länge des Femurs bei weiblichen Personen in Frankreich nur 89,8 %[2]). Dasselbe gilt für die Tibia[3]). Ebenso für die langen Knochen der oberen Extremitäten[4]). Obgleich also die männliche und die weibliche Pubertätsdrüse in derselben Richtung, und zwar zielsetzend oder hemmend, auf das Extremitätenskelett wirken, üben sie diese Wirkung doch nicht in gleichem Masse aus. Um es in der Sprache der Lehre von der inneren Sekretion zu sagen: beide Pubertätsdrüsen üben eine zielsetzende Wirkung auf das Extremitätenskelett aus, indem sie einen nicht-geschlechtsspezifischen Stoff in den Kreislauf abgeben; sie üben aber diese Wirkung in geschlechtsspezifischer Weise aus, indem wahrscheinlich die Menge und der Rhythmus, in welchem der produzierte Stoff in den Kreislauf gelangt, je nach dem Geschlecht verschieden ist.

Man darf sich jedoch nicht verhehlen, dass in Wahrheit die Pubertätsdrüsen in sehr viel komplizierterer Weise in den Stoffwechsel und damit auch in die Formbildungsprozesse im wachsenden Organismus eingreifen, als es auf Grund der erörterten Beziehungen zwischen den Pubertätsdrüsen und dem Wachstum der Röhren-

[1]) Wenn man von den Schwangerschaftsveränderungen in der Hypophyse absieht.

[2]) Martin, Lehrbuch der Anthropologie. Jena 1914. Vgl. S. 1016 und 1017.

[3]) Ib. S. 1040.

[4]) Ib. S. 983 u. 992.

knochen scheinen mag. Wir haben gesehen, dass bei der sexuellen Frühreife das Skelett schneller wächst als unter normalen Verhältnissen; wenn nun eine vermehrte Tätigkeit der Pubertätsdrüse der sexuellen Frühreife zugrundeliegt, so müsste man voraussetzen, dass die Pubertätsdrüse die Entwicklung des Skeletts auch zu beschleunigen vermag. Mit der Annahme einer zielsetzenden Wirkung der Pubertätsdrüse auf das Wachstum der Röhrenknochen ist somit die Frage über die Beeinflussung des Knochenwachstums durch die Pubertätsdrüse noch nicht erledigt. Wir haben ferner schon mehrfach darauf hingewiesen, dass die einzelnen Teile des Skeletts verschieden auf die Pubertätsdrüse reagieren. Je tiefer wir in das Problem der Beziehungen zwischen dem Wachstum und den Pubertätsdrüsen eindringen, desto komplizierter wird das Problem und desto mehr häufen sich die Schwierigkeiten. Manche Widersprüche sind wohl dadurch zu erklären, dass wir einstweilen gezwungen sind, das Problem zu vereinfachen, indem wir die Tätigkeit der Organe mit innerer Sekretion schlechtweg und ebenso jedes einzelne Organ mit innerer Sekretion zu sehr aus der Gesamtheit der übrigen Stoffwechselbeziehungen zwischen den Teilen im Organismus herausheben. Aus dieser zu engen Auffassung der inneren Sekretion resultierte auch das Bestreben, den wirksamen Stoff der einzelnen Organe mit innerer Sekretion zu ermitteln, ihn aus den Organen zu extrahieren und durch Injektion dieses Stoffes das Organ zu ersetzen. Doch das ist und bleibt ein eitles Bestreben: was wir aus einem Organ mit innerer Sekretion extrahieren können, ist stets nur ein Teil der vielen verschiedenen wirksamen Stoffe, die dieses Organ an den Kreislauf abgibt. Auch können wir im Experiment diese Stoffe nicht in demselben Rhythmus zur Wirkung kommen lassen wie im intakten Körper. Wir werden nach alledem kaum jemals in der Lage sein, mit einem Extrakt die Gesamtwirkung eines innersekretorischen Organs zu ersetzen.

Obwohl es sehr wahrscheinlich ist, dass die Pubertätsdrüse in vieler Beziehung nicht artspezifisch wirkt, ist es auf der anderen Seite nicht ausgeschlossen, dass manche Rassenunterschiede durch zeitliche und quantitative Verschiedenheiten in der Pubertäts-

drüsenwirkung zu erklären sind, in derselben Weise wie wir angenommen haben, dass manche Geschlechtsunterschiede aus einer qualitativ für beide Geschlechter nicht spezifischen, quantitativ jedoch



Abb. 138.
Dinka-Neger, als Beispiel einer Rasse mit relativ kurzem Rumpf. Nach einer Photographie von Fritsch, aus Martin.



Abb. 139.
Chiriguan-Indianer, als Beispiel einer Rasse mit relativ langem Rumpf. Nach einer Photographie von Lehmann-Nitsche, aus Martin.



Abb. 140.
Nubier mit schwachem Terminalhaar. Vgl. hierzu Abb. 4 auf S. 8. Nach Martin.

verschiedenen Wirkung der Pubertätsdrüsen resultieren. Betrachtet man die weitgehenden Differenzen, welche im Längenverhältnis von Stamm und Beinen bei den menschlichen Rassen vorhanden sind (Abb. 138 u. 139), so kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, dass hier die Pubertätsdrüse mit im Spiele ist. Die Stammlänge (Sitzhöhe) ist im Vergleich zur Körperlänge am geringsten bei den Australiern und einigen Negergruppen. Die grössten relativen Stammlängen finden sich bei den mongoloiden Gruppen und den Eskimos[1]). Auch bei der Behaarung des Körpers, welche sehr grosse Rassendifferenzen aufweist (vgl. Abb. 140 und Abb. 4, S. 8)[2]), könnte man an einen quantitativ verschiedenen Einfluss der Pubertätsdrüse denken[3]).

Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, dass die hier in Betracht kommenden Probleme sich auch experimentell bearbeiten liessen. Vermeulen[4]) hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, dass hier ein ausserordentlich wichtiges Arbeitsfeld der wissenschaftlichen Zootechnik noch brach liegt.

Siehe Anmerkungen auf der nächsten Seite.

H. Das Problem der Geschlechtsbestimmung.

Indem wir in den vorausgegangenen Abschnitten dieses Kapitels die Bedeutung der Pubertätsdrüsen für die Formbildung des wachsenden Organismus erörterten, haben wir die Frage ganz beiseite gelassen, durch welche Momente und zu welch einem Zeitpunkt die Bestimmung des Geschlechts erfolgt.

Ueber die Geschlechtsbestimmung des Embryos bestehen zwei verschiedene Auffassungen. Nach der einen Auffassung ist das Geschlecht schon im befruchteten Ei bestimmt; die Bestimmung des Geschlechtes erfolgt im Sinne dieser Auffassung im Moment der Befruchtung. Nach der anderen Auffassung wird das Geschlecht erst im Verlaufe der embryonalen Entwicklung bestimmt; die äusseren Existenzbedingungen des Embryos sind dieser Auffassung zufolge von bestimmendem Einfluss auf sein Geschlecht. Es fragt sich nun, mit welcher von diesen beiden Auffassungen sich die Annahme vereinen lässt, dass eine asexuelle Embryonalform vorhanden ist, die erst durch die Pubertätsdrüse der sexuellen Differenzierung zugeführt wird.

Es ist klar, dass die an zweiter Stelle genannte Auffassung für die Annahme einer asexuellen Embryonalform keine Schwierigkeiten bietet: im Sinne dieser Auffassung würden die vorhandenen äusseren Existenzbedingungen des befruchteten Eies zu einem gegebenen Zeitpunkt eine Differenzierung der Pubertätsdrüse in männlicher oder weiblicher Richtung bedingen und damit auch das Geschlecht des Embryos bestimmen. Die sexuell noch nicht differenzierte

---

[1]) Martin, Lehrbuch der Anthropologie. Jena 1914. S. 260.

[2]) Martin, l. c. S. 372.

[3]) Auch Friedenthal (Allgemeine und spezielle Physiologie des Menschenwachstums. Berlin 1914) hat die hier vorliegenden Beziehungen erkannt. „Die Gründe für die rassenmässigen Verschiedenheiten des Wachstums, sagt Friedenthal (l. c. S. 140), sind die gleichen, wie für die individuellen Verschiedenheiten innerhalb derselben Rasse. Bei jeder Rasse beruhen sie vor allem auf der verschiedenartigen Reifung der Organe mit innerer Sekretion, namentlich der Zwischensubstanz der Keimdrüsen, letzten Endes auf der Beschaffenheit der Keimplasmamischung."

[4]) H. A. Vermeulen, Over de inwendige afscheidingen der geslachtsklieren en erfelijkheidsleer. Tijdschrift voor Diergeneeskunde, 1917.

embryonale Anlage der Pubertätsdrüse wäre eine Gruppe von Zellen, die in charakteristischer Weise auf die jeweiligen Aussenbedingungen reagieren und damit die bestimmende Wirkung der letzteren auf das Geschlecht des Embryos vermitteln.

Wenn nun auch zahlreiche Versuche darauf hinweisen, dass eine Geschlechtsbestimmung durch äussere Bedingungen möglich ist, so scheinen wieder andere Beobachtungen darauf hinzuweisen, dass das Geschlecht bei den Säugetieren auch schon im befruchteten Ei bestimmt sein kann. Die Tatsache, dass eineiige Zwillinge stets gleichen Geschlechts sind, wird in diesem Sinne verwertet. In unserem Zusammenhang ist nun die Frage von grossem Interesse, ob auch die Auffassung, dass die Geschlechtsbestimmung schon im befruchteten Ei erfolgt, sich mit der Annahme einer asexuellen Embryonalform vereinigen lässt. Wenn das Geschlecht des Individuums schon im befruchteten Ei bestimmt ist, so müssen zwischen einem „männlichen" und einem „weiblichen" Ei biochemische Unterschiede vorhanden sein. Wenn nun aber aus einem männlichen und weiblichen Ei trotzdem eine asexuelle Embryonalform entstehen soll, welcher erst durch die Pubertätsdrüse die Geschlechtsmerkmale aufgeprägt werden, so müssen wir annehmen, dass diese Unterschiede zwischen männlich und weiblich im Verlaufe der embryonalen Entwicklung, d. h. mit der fortschreitenden Differenzierung der Zellen, sich in den Pubertätsdrüsenzellen gleichsam „lokalisieren". Man wird vielleicht einwenden, dass diese Annahme sehr gezwungen ist, dass sie nur gemacht ist, um die Hypothese einer asexuellen Embryonalform zu stützen oder zu retten. Dieser Einwand wäre jedoch ganz unberechtigt. Bei jeder angeborenen Missbildung müssen wir eine biochemische Differenz oder eine biochemische Abweichung in der befruchteten Eizelle vermuten und wir müssen ferner in einem jeden solchen Falle die Annahme machen, dass es im Verlaufe der weiteren embryonalen Entwicklung zu einer „Lokalisierung" dieser Abweichung in einer bestimmten Gruppe von Zellen kommt und dass die Missbildung nur die morphologische Manifestation dieser Lokalisierung darstellt. Man denke nur an solche erblichen Missbildungen, wie Pigmentflecke, Verdoppelung von Fingergliedern, wie die

Hämophilie, die Retinitis pigmentosa usw. In diesen Fällen bleibt das übrige Soma während des ganzen Lebens unberührt von der biochemischen Abweichung, welche die befruchtete Eizelle aufweisen muss. In ähnlicher Weise bleibt das asexuelle Soma bis zu einem gewissen Zeitpunkt des embryonalen Lebens unberührt von der Pubertätsdrüse, die wir als die Lokalisierung und morphologische Manifestation jener biochemischen Differenz auffassen, die zwischen einer männlichen und einer weiblichen befruchteten Eizelle vorhanden ist. Ist ein bestimmtes Mass in der Differenzierung der Pubertätsdrüse eingetreten, so beginnt diese ihren Einfluss auf das ganze Soma, vielleicht auch auf die Fortpflanzungszellen, auszuüben.

So ist es sehr wohl denkbar, dass die biochemische Differenz, die zwischen einer „weiblichen“ und einer „männlichen“ befruchteten Eizelle vorhanden ist, nur so weit reicht, als sie Voraussetzung ist für die Herausdifferenzierung geschlechtsverschiedener Pubertätsdrüsenzellen. Die biochemische Differenz, die wir annehmen müssen, wenn wir gelten lassen, dass das Geschlecht schon in der befruchteten Eizelle bestimmt ist, braucht nicht dahin zu führen, dass das Soma schon vor der Differenzierung der Pubertätsdrüse sexuell different wird. *Mit Bezug auf die somatischen Geschlechtsmerkmale* kann die befruchtete Eizelle asexuell sein. Die männliche oder die weibliche Reaktion des asexuellen Somas wird erst *indirekt* durch die biochemische Differenz der befruchteten Eizelle bestimmt — *auf dem Umwege über die Pubertätsdrüse.*

Die Annahme einer asexuellen Embryonalform brauchen wir nach alledem auch dann nicht fallen zu lassen, wenn es sich herausstellen sollte, dass das Geschlecht schon in der befruchteten Eizelle bestimmt ist.

XII. Kapitel.

Pubertätsdrüse und angewandte Biologie.

In den vorausgegangenen Kapiteln haben wir der vielgestaltigen Beziehungen gedacht, die zwischen den Pubertätsdrüsen und den anderen Teilen des Organismus bestehen. Die Pubertätsdrüse greift gestaltend in alle Formbildungsprozesse ein, welche sich im Organismus während der embryonalen und extrauterinen Entwicklung abspielen, und sie trägt dazu bei, dass die einmal erreichte sexuelle Reife in körperlicher und psychischer Beziehung für die Dauer des Lebens erhalten bleibt.

Wir haben ferner gesehen, dass die grosse Gruppe der hermaphroditischen Missbildungen sich in einheitlicher Weise auffassen lässt als bedingt durch eine Abnormität der Pubertätsdrüse. Die Zahl der Missbildungen, die aus Abnormitäten der Pubertätsdrüse erwachsen, ist aber sicherlich viel grösser; hierher gehören auch die Fälle, die man als Eunuchoide bezeichnet, und die Fälle von sexueller Frühreife.

Diesen Fällen, in denen eine angeborene Abnormität der Pubertätsdrüse vorhanden ist, schliessen sich die Fälle an, wo die Abnormität der Pubertätsdrüse erworben ist. Eine Reihe von Infektionskrankheiten, vor allem die chronischen, wie Tuberkulose und Lues, auch manche Gifte, können die Pubertätsdrüse schädigen.

Auch Verletzungen, die mit einer Einbusse der Testikel verbunden sind, führen natürlich zu einer Ausschaltung der Pubertätsdrüse.

So kann man wohl sagen, dass die wissenschaftliche Medizin alle Veranlassung hat, der Lehre von den gestaltenden und erhaltenden Wirkungen der Pubertätsdrüse ihr ganzes Interesse entgegenzubringen.

Nicht weniger bedeutungsvoll ist die Lehre von der Pubertätsdrüse für die Eugenik. Zu den wichtigsten Aufgaben der Eugenik gehört das Bestreben, die Paarung so zu regeln, dass eine gesunde Nachkommenschaft entsteht. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass ein gesundes psycho-sexuelles Empfinden der beiden Eltern die Voraussetzung für eine gesunde Nachkommenschaft ist. Erstens, weil in der Regel das normal erotisierte, sexuell gesund fühlende Individuum auch einen sexuell gesunden Partner zu wählen weiss. Und zweitens, weil mit dem gesunden psycho-sexuellen Empfinden gewöhnlich einhergeht eine gute „Erbsubstanz" in den Fortpflanzungszellen und eine gute somatische Entwicklung, die wieder ein normales Austragen und Ausstossen der Frucht und eine normale Ernährung im Säuglingsalter gewährleistet. Ein gesundes sexuelles Empfinden und ein gesundes Soma, vielleicht auch eine gesunde Erbsubstanz, haben ihrerseits eine normal entwickelte Pubertätsdrüse zur Voraussetzung. Eine gesunde Pubertätsdrüse ist somit die beste Gewähr für eine gute Keimesmischung.

Nicht minder gross ist das Interesse, welches die Lehre von der Pubertätsdrüse von Seiten der Tiermedizin und der Zootechnik verdient. Alle Abnormitäten der Pubertätsdrüse, die wir beim Menschen antreffen, finden wir auch bei unseren Haustieren. Die Beziehungen der Pubertätsdrüse zur Formbildung, zum Stoffwechsel und zum psycho-sexuellen Verhalten der Tiere sind für die Tiermedizin und Zootechnik von grosser praktischer Bedeutung. Auch spielt die Kastration eine grosse Rolle in der Tierhaltung.

In allen diesen Beziehungen der Lehre von der Pubertätsdrüse zur angewandten Biologie tritt uns allerdings nicht ein unmittelbarer, greifbarer praktischer Nutzen, keine unmittelbare Nutzanwendung vor Augen.

Das Interesse, das wir einem Wissensgebiet entgegenbringen, darf aber auch gar nicht davon abhängig gemacht werden, welcher unmittelbare Nutzen aus der Erkenntnis auf diesem speziellen Gebiete erwächst. Wenn auch die Wissenschaft in letzter Linie der Praxis dient und zu dienen hat, so kann sie dieser Aufgabe doch nur gerecht werden, wenn sie allein ihrer eigenen Logik, ihren

eigenen Entwicklungsgesetzen folgt. Indem die Wissenschaft unser Denken beeinflusst, lenkt sie auch unser Handeln. Mit dem Mittel der Erkenntnis bereitet sie ein bewusstes, wohlorientiertes Handeln vor. Darum haben wir die Bedeutung der Lehre von der Pubertätsdrüse für die Praxis schon erwiesen, wenn wir gezeigt haben, dass eine ganze Reihe mannigfaltiger und zerstreut liegender Erscheinungen, die praktisch wichtigen Tatsachenreihen angehören, durch die Lehre von der Pubertätsdrüse gleichsam durch ein gemeinsames Band umfasst, wissenschaftlich erklärt werden. Darin liegt zunächst die Bedeutung der Lehre von der Pubertätsdrüse für die angewandte Biologie, für die wissenschaftliche Medizin, für die Eugenik, für die Tierheilkunde, für die Zootechnik.

Eine Frage für sich ist es, welche unmittelbare Nutzanwendung aus den neu gewonnenen Erkenntnissen erwächst. Es wäre hier zunächst auf die praktischen Erfolge hinzuweisen, die mit der Transplantation von Geschlechtsdrüsen beim Menschen erzielt wurden. Im III. Kapitel haben wir der Versuche gedacht, in welchen Kastraten kryptorche Hoden implantiert wurden, wodurch die Folgen der Kastration rückgängig gemacht werden konnten. Damit ist ein sicherer Weg für die Therapie gewiesen. Auch dürfte der Zeitpunkt gekommen sein, wo man mit grösserem Eifer als bisher bestrebt sein wird, die Ovarien-Transplantation in der gynäkologischen Therapie zu üben. Auch in Fällen von Homosexualität kann die Transplantation von Geschlechtsdrüsen Anwendung finden, wie wir im IX. Kapitel gesehen haben. Da das Sekret der Pubertätsdrüse augenscheinlich nicht artspezifisch wirkt, so wäre es am Platze, Transplantationsversuche am Menschen auch mit tierischen Ovarien und Hoden einzuleiten.

In Fällen von Unterentwicklung der Pubertätsdrüse kämen bei Mensch und Tier ausser der Transplantation auch noch physikalische und chemische Mittel in Betracht, die geeignet wären, eine Wucherung der unterentwickelten Pubertätsdrüse anzuregen. Zu diesen Mitteln gehört vor allem die Röntgenbestrahlung. Wir haben gesehen, dass man bei geeigneter Dosierung eine starke Wucherung der Pubertätsdrüsenzellen im Ovarium und dadurch eine Verdickung der Uteruswandungen hervorrufen kann. Gewiss

ist von diesen Tierversuchen noch ein weiter Weg bis zur praktischen Anwendung in der Medizin, wo es darauf ankommt, nicht die wuchernde Pubertätsdrüse mehr oder weniger zu isolieren, sondern eine Wucherung der Pubertätsdrüse ohne Schädigung des generativen Anteils der Ovarien zu erzielen. Aber jedenfalls ist hier ein Weg auch für die Praxis gewiesen. Man könnte auch daran denken, eine Wucherung der Pubertätsdrüse durch Injektion von Giften anzuregen. Es würde sich für die Pharmakologie lohnen, hier den Weg des Experiments zu beschreiten. Wissen wir doch, dass z. B. der Alkohol, der den generativen Anteil des Hodens zerstört, eine Wucherung der Pubertätsdrüsenzellen hervorruft. Es wären Gifte ausfindig zu machen, die eine selektive Reizwirkung auf die Pubertätsdrüsenzellen ausüben, ohne den generativen Anteil der Keimdrüsen zu schädigen. Allerdings wäre noch die Frage zu entscheiden, ob nicht die Wucherung der Pubertätsdrüsenzellen bei der chronischen Alkoholvergiftung nur eine Folge des Untergangs der Samenkanälchen darstellt.

Ein weiteres Mittel zur Vermehrung der wirksamen Pubertätsdrüsenzellen wäre die einseitige Unterbindung des Vas deferens. Bei der einseitigen Unterbindung des Vas deferens ist die Wucherung der Pubertätsdrüsenzellen wohl mit einer Atrophie der Samenkanälchen verbunden. Aber da die Atrophie nur auf der einen Seite geschieht, bleibt die Fortpflanzungsfähigkeit erhalten.

Wenn wir von den noch relativ wenigen Transplantationsversuchen absehen, hat die Kenntnis von der innersekretorischen Wirkung der Geschlechtsdrüsen bisher nur in einer Richtung Anwendung in der praktischen Medizin gefunden: indem man versuchte, verschiedene Ausfallserscheinungen durch Injektion von Extrakten aus den Geschlechtsdrüsen zu beheben. Wir haben schon früher darauf hingewiesen, dass diese Therapie bisher keine greifbaren Resultate erzielt hat. Da für die Therapie der Pubertätsdrüsen-Insuffizienz heute manche neue Wege offen zu stehen scheinen, dürfte die Frage, ob man die Ausfallserscheinungen bei Pubertätsdrüsen-Insuffizienz mit Hilfe von Extrakten bekämpfen kann, kaum noch dieselbe Berücksichtigung verdienen wie früher.

Der praktischen Anwendung der neuen Erkenntnisse über die innersekretorische Funktion der Geschlechtsdrüsen wird am ehesten gedient sein, wenn die klinische Forschung sich selber den neuen Problemen zuwenden wird, die aus der Lehre von der Pubertätsdrüse und ihren Wirkungen für die Therapie erwachsen.

Autorenregister.

Sachregister.

